DIE NATURWISSENSCHAFTEN

30. Jahrgang | 30. Januar 1942 | Heft 5/6

Schallempfang bei Tier und Mensch.

Von HANSJOCHEM AUTRUM, Berlin.

Zahlreiche Tiere können hören. Mit Sicherheit wissen wir es von den Wirbeltieren, vor allem den Säugern, Vögeln, Amphibien und Fischen. Auch bei einer Reihe von Insekten ist ein Hörvermögen nachgewiesen. Im Sexualleben von Grillen und Heuschrecken z. B. spielt der Gehörsinn eine bedeutende Rolle: Die Geschlechter finden sich durch den Gesang der Männchen.

Die genauere physiologische Untersuchung der Hörvorgänge beschränkte sich zunächst auf den Menschen und die Säugetiere. Hier dienen als Organe der *Reizaufnahme* das Trommelfell, der *Reizleitung* das Mittelohr, der *Reizumwandlung* das Innenohr und der eigentlichen *Erregungsbildung* die Sinneszellen des CORTIschen Organs, von dem die Erregungen dem *Zentralnervensystem* zugeleitet werden.

Auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen an Wirbeltieren wurde bald erkannt, daß von den einzelnen Teilen des Gehörapparates nur das reizaufnehmende Organ, das Trommelfell, bei den höheren Wirbeltieren in prinzipiell gleicher Ausbildung vorhanden ist; reizleitende und reizverarbeitende Strukturen weisen bei den einzelnen Gruppen große, zum Teil wesentliche Unterschiede auf. In Verallgemeinerung dieser Erkenntnis wurde das Vorhandensein von Trommelfellen bei Tieren als kennzeichnendes Merkmal für die Möglichkeit eines Schallempfanges angesehen, eine Ansicht, die durch die Entdeckung von Trommelfellen bei Insekten (JOHANNES MÜLLER 1826, v. SIEBOLD 1844) eine Stütze erhielt. Den Fischen sprach man, da ihnen Trommelfelle fehlen, bis etwa zur Jahrhundertwende einen Hörsinn ab.

Diese Hypothese erhielt durch den Nachweis von Schallreaktionen bei Fischen, der durch G. H. PARKER (1903) und ZENNECK (1903) erbracht wurde, einen ersten Stoß. Eingehende Untersuchungen, vor allem seit 1923 durch v. FRISCH und seine Mitarbeiter, ergaben auch für Fische zum Teil außerordentliche Hörleistungen und damit den ersten einwandfreien Beweis, daß bei Tieren ein Schallempfang ohne Trommelfelle möglich ist.

Es erhob sich die Frage, welche Arten lebender Schallempfänger überhaupt vorkommen und ob sie in ihrer Funktionsweise grundsätzlich verschieden sind.

Schallempfängertypen.

Um die Arten der Schallaufnahme zu untersuchen, erscheint es zweckmäßig, von den physikalischen Eigenschaften des Schallvorganges auszugehen. Die Grundfrage für die Funktionsweise des Schallempfängers lautet dann: *Auf welche Größe des Schallfeldes spricht der Empfänger an?*

Ein Schallfeld ist an jedem Ort durch eine der beiden folgenden Größen zu kennzeichnen: entweder durch die *Bewegungen* der betreffenden Mediumteilchen, oder durch die *Druckschwankungen*, die sich infolge dieser Bewegungen dort abspielen. Die Geschwindigkeit der Teilchenbewegung bezeichnet man — zum Unterschied von der Schall(ausbreitungs)geschwindigkeit — als Schallschnelle ($cm \cdot sec^{-1}$). Die dem normalen Luftdruck überlagerten Druckschwankungen werden Schall(wechsel)druck genannt ($dyn \cdot cm^{-2} = \mu$-bar). Beide Größen sind im Rhythmus der Schallschwingungen (in der Regel periodisch) veränderlich.

Von vornherein kann man demnach 2 Typen von Schallempfängern unterscheiden (SCHUSTER 1932): Entweder ist der Schalldruck die Ursache für die Erregung des Empfängers: *Druckempfänger*; oder es ist die Bewegung (Beschleunigung) der Mediumteilchen, die die schwingungsfähigen Gebilde des Empfängers anregt: *Bewegungsempfänger*. Soll entschieden werden, welchem Typ ein Empfänger angehört, so ist folgendes zu bedenken: In einer fortschreitenden Schallwelle durchlaufen an jedem Ort sowohl Schallschnelle wie Schalldruck sämtliche Phasen, also läßt sich hier nicht ohne weiteres feststellen, auf welche von beiden Größen der Empfänger anspricht. Anders in einer stehenden Welle, wie sie z. B. im KUNDTschen Rohr erzeugt werden kann. Hier wird durch Überlagerung einer ankommenden mit einer reflektierten Welle in den Entfernungen $0, \lambda/2, \lambda, 3\lambda/2, \ldots$ vor dem starren, reflektierenden Abschluß die Teilchenbewegung ausgelöscht (Schnelleknoten), die Druckschwankungen sind dagegen maximal (Druckbauch). In den Entfernungen $\lambda/4, 3\lambda/4 \ldots$ wird wiederum die Schallschnelle maximal (Schnellebauch), die Druckschwankungen werden gleich Null (Druckknoten; Fig. 1). Demnach wird ein Druckempfänger nur im Druckbauch, ein Bewegungsempfänger nur im Schnellebauch maximal ansprechen. Weitere Möglichkeiten zur Entschei-

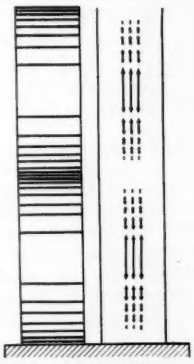

Fig. 1. Ausbildung stehender Wellen im KUNDTschen Rohr. Links Verteilung der Druckmaxima und -minima, rechts Verteilung der Bewegungsmaxima und -minima.

dung, ob Druck- oder Bewegungsempfang vorliegt, liefert die Richtcharakteristik des Empfängers (s. S. 73). Geht man bei der Untersuchung der tierischen Schallempfänger von diesen physikalischen Fragestellungen aus, so ergeben sich aus der Entscheidung zwischen Druck- und Bewegungsempfang Ansätze für die Physiologie der betreffenden Strukturen.

Im Tierreich kommen tatsächlich beide Empfängertypen vor (AUTRUM 1936, 1940). Das menschliche Ohr (und höchstwahrscheinlich auch das der Vögel, Reptilien und Amphibien) ist ein *Druckempfänger*. Beim Auftreffen von Schall bewirken die im äußeren Gehörgang auftretenden Druckschwankungen erzwungene Schwingungen

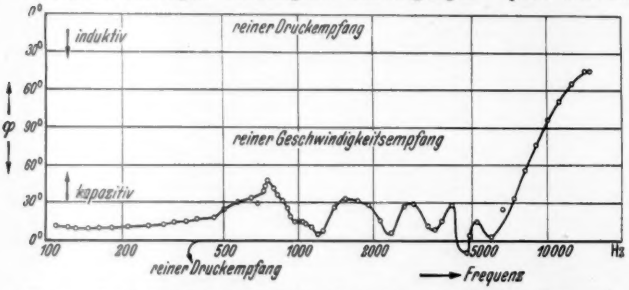

Fig. 2. Druck- und Bewegungsempfang des menschlichen Trommelfelles. Einem Winkel $\varphi = 0°$ entspricht reiner Druckempfang, einem Winkel $\varphi = 90°$ reiner Bewegungsempfang. Nach TRÖGER 1930.

des Trommelfelles, das den eigentlichen Druckempfänger darstellt. Durch Messung des mechanischen Widerstandes des Trommelfelles konnte diese Vermutung exakt bestätigt werden (TRÖGER 1930).

Es ist von vornherein zu erwarten, daß das Trommelfell nicht ausgesprochen schallhart ist, wie etwa eine blankpolierte, starre Metallplatte. So haben denn auch die Untersuchungen von LANGENBECK (1930) und genaue Messungen von TRÖGER (1930) gezeigt, daß das Trommelfell nicht so schallhart wie eine Metallplatte ist, sondern eine gewisse Schallweiche besitzt; *es ermöglicht also einen gewissen, wenn auch geringen Bewegungsempfang* (Fig. 2). Dieser Bewegungsempfang ist für den Menschen von physiologischer Bedeutung: Mit seiner Hilfe geschieht nämlich die *Entfernungsschätzung* der Schallvorgänge (v. BÉKÉSY 1938).

Versuche haben ergeben, daß bei Dauertönen, insbesondere bei reinen Tönen und Klängen, die Entfernungsbestimmung nur nach der Lautstärke vorgenommen wird (bei einohrigem Hören). Das Schallbild von Tönen und Klängen erscheint diffus, seine Entfernung ist nicht sicher anzugeben. Für eine zuverlässige Entfernungsbestimmung kommen allein stoßförmige Luftverschiebungen in Betracht, vor allem also Knalle; bei verwickelten Schallvorgängen wird die Entfernung aus den momentanen, einmaligen Luftverschiebungen ermittelt, während die dauertonartigen Schwingungen nichts zur Entfernungsbestimmung beitragen.

Diese Tatsachen lassen sich folgendermaßen erklären: Von der Schallquelle möge eine Kugelwelle ausgehen. Die Geschwindigkeit u der Luftteilchen, ebenso der Druck p hängen dann allein von r, dem Abstand von der Schallquelle, und der Zeit t ab. Es ergibt sich

$$u = \frac{1}{4\pi r}\left[\frac{1}{c} f'\left(t - \frac{r}{c}\right) + \frac{1}{r} f\left(t - \frac{r}{c}\right)\right]$$

und

$$p = \frac{\varrho}{4\pi r} f'\left(t - \frac{r}{c}\right),$$

worin ϱ die Luftdichte, c die Schallgeschwindigkeit und f eine zu bestimmende Funktion bedeuten. f ergibt sich folgendermaßen: Die Luftmenge, die infolge des Schallvorganges durch eine Kugelfläche im Abstand r in der Zeiteinheit hindurchtritt, ist durch $4\pi r^2 u$ gegeben. In beliebig kleinem Abstande von der Schallquelle wird sie

$$\lim_{r \to 0}(4\pi r^2 u) = f(t).$$

$f(t)$ wird als Strömungsgeschwindigkeit der Schallquelle bezeichnet. Man erkennt, daß im Abstand r Druck und Schnelle lineare Funktionen der ersten Ableitung der Strömungsgeschwindigkeit sind. Die Schallschnelle (nicht der Druck) hängt aber außerdem noch von der Strömungsgeschwindigkeit selbst ab. Durch Umformung ergibt sich

$$u = \frac{1}{\varrho \cdot c} p + \frac{1}{\varrho \cdot r} \int_0^t p \, dt,$$

woraus zu erkennen ist, daß mit zunehmender Entfernung r der Beitrag der Strömungsgeschwindigkeit zur Teilchengeschwindigkeit mit $1/r$ abnimmt. Die Schallschnelle erweist sich in der Zusammenwirkung ihrer beiden Komponenten als entfernungsabhängig. Ein Bewegungsempfänger würde also prinzipiell eine Entfernungswahrnehmung erlauben, und zwar wäre dafür maßgebend das gegenseitige Gestalt- und Größenverhältnis der beiden Komponenten f und f' der Schallschnelle. Ändert sich das Aussehen von $f(t)$ durch Differentiation nicht, wie es z. B. bei Sinustönen der Fall ist, so ist die Entfernungsbestimmung unsicher. Dagegen treten bei einmaligen Stoßvorgängen in der Strömungsgeschwindigkeit tiefe Frequenzen auf, in ihrer Ableitung nicht.

Dementsprechend wird beim *Bewegungsempfang* der Schallvorgang in der Nähe eine tiefere Klangfarbe haben als in der Ferne. Reiner Druckempfang gestattet die Wahrnehmung dieser Unterschiede nicht. Da das Ohr einen geringen Bewegungsempfang ermöglicht, nimmt es in der Nähe geeigneter Schallquellen die vorhandenen tieffrequenten Luftverschiebungen wahr, die in der Ferne fehlen. Schalle mit solchen tieffrequenten *momentanen* (nicht periodischen, die belanglos sind) Luftverschiebungen werden nahe, Schalle ohne sie fern lokalisiert. Um die Entfernung genau angeben zu können, ist daneben noch eine gewisse Kenntnis der Klangfarbe der Schallquelle, also eine gewisse Erfahrung nötig. Mit den Vorstellungen über die Bewegungsform der Basilarmembran steht diese Auffassung von der Entfernungsempfindung in guter Übereinstimmung.

Ein *grundlegend anderer Typus von Schallempfängern* ist bei gewissen Arthropoden verwirklicht, die keine Trommelfelle besitzen. Viele von diesen reagieren unter geeigneten Bedingungen durchaus auf Luftschall, und zwar zeigen Untersuchungen in stehenden Wellen, daß das Maximum der Empfindlichkeit mit dem Geschwindigkeitsnicht mit dem Druckbauch zusammenfällt (AUTRUM 1936). Genauere Messungen liegen an Ameisen vor: Die Ameisen (*Myrmica*- und *Lasius*-Arten) wurden in einem künstlichen Nest gehalten, von dem ein Verbindungsgang zu einem Glaszylinder führte, in dem stehende Wellen erzeugt werden konnten. Im Innern des Zylinders war ein Drahtnetz sehr tiefer Eigenfrequenz, in eine Gummiisolierung gefaßt, eingespannt. Seine Höhe über dem Boden des Zylinders konnte beliebig variiert werden. Befand sich das von den Ameisen belaufene Netz im Druckbauch der stehenden Welle, so traten auf Töne von 50—11000 Hz und 30 bis 100 μbar Schalldruck (teilweise Lautstärken von 110 Phon entsprechend) keine Reaktionen ein. Dagegen wurden deutliche Schreckreaktionen beobachtet, wenn sich die Ameisen im Bewegungsmaximum befanden. Unter dem Mikroskop ließ sich erkennen, daß dabei die Fühler durch die Bewegung der Luftteilchen mitgenommen wurden. Also scheinen unter diesen Bedingungen die Fühler die eigentlichen Schallempfänger darzustellen, wobei sie offenbar als Bewegungsempfänger aufzufassen sind.

Bei den geschilderten Versuchen ist die Möglichkeit nicht ganz auszuschließen, daß durch die Bewegung der Luft der ganze Körper der Ameisen in Schwingungen versetzt und diese Bewegung von den Ameisen als Erschütterung wahrgenommen worden ist. Gegen diesen Einwand jedoch sprechen mehrere Argumente, die sich vor allem aus der Untersuchung des Erschütterungssinnes selbst ergeben (AUTRUM 1941), und ferner die Tatsache, daß die Bewegungen der Fühler unmittelbar beobachtet werden konnten. An der Fühlerbasis befinden sich komplizierte Sinnesorgane, die in der Lage sein dürften, geringste Bewegungen zu rezipieren.

Ohne Zweifel ist bei den Ameisen die biologische Bedeutung dieser Art des Hörens recht gering. Anders jedoch liegt der Fall bei anderen Arthropoden, bei denen seit langem Haare bekannt sind, die, an ihrer Basis beweglich eingelenkt, von einer Sinneszelle berührt werden und aus der übrigen Behaarung des Körpers hervorragen. Bei Spinnen hat bereits DAHL (1883) derartigen Organen eine Hörfunktion zugeschrieben. Fast ebenso lange weiß man (W. und G. PECKHAM 1887), daß Spinnen im Netz auf Stimmgabeltöne sehr empfindlich reagieren, am Boden sitzende Spinnen dagegen nicht. Da sich am Erdboden, genau wie an einer Wand, stehende Wellen ausbilden, wenn der Schall von oben einfällt (Fig. 3), so befinden sich am Boden sitzende Spinnen in einem Gebiet geringer Luftbewegung; ihre Haare werden durch den Schall nicht bewegt. Auf Spinnen im Netz kann die Schallschnelle (Bewegung) mit genügender Intensität einwirken. Entfernt man bei Spinnen (*Tegenaria*) die Hörhaare operativ, so werden ihre Reaktionen auf Stimmgabeltöne geringer (PALMGREN 1936). Untersuchungen an Raupen zahlreicher Arten, die bei Einwirkung von Luftschall charakteristische Schreckreaktionen zeigen, haben ebenfalls ergeben, daß feine Haare für die Wahrnehmung des Luftschalles verantwortlich zu machen sind (MINNICH 1925, 1936). Weiterhin haben elektrophysiologische Untersuchungen die Annahme bestätigt, daß Haare als Schallempfänger dienen (PUMPHREY und RAWDON-SMITH 1936). Die Analcerci von Heimchen (*Gryllus domesticus*) und Schaben (*Periplaneta americana*) ergeben deutliche Aktionspotentiale von ihrem Nerven, wenn sie von Schall getroffen werden. Die Analcerci, fadenförmige Gebilde am Hinterleib der Insekten, tragen nämlich an ihrer Unterseite lange, außerordentlich bewegliche Haare (Fig. 4); unter dem Binokular kann man bereits beim leisesten Luft-

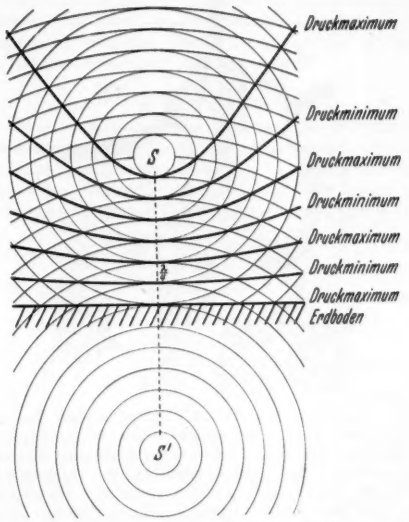

Fig. 3. Entstehung von stehenden Wellen am Erdboden. Nach TRÖGER 1930.

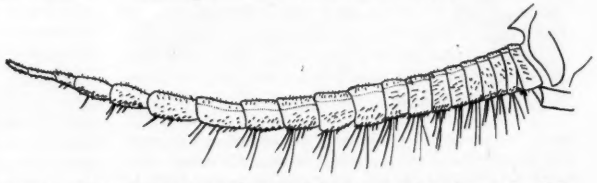

Fig. 4. Analcercus der Schabe (*Periplaneta americana*) von der Seite gesehen. Auf der Ventralseite die langen, schallempfindlichen Fadenhaare. 13,5:1.

zug große Exkursionen dieser Haare beobachten. An die Haarbasis tritt eine Sinneszelle heran (Fig. 5), die die Wahrnehmung der Bewegungen ermöglicht.

Als Bewegungsempfänger fungieren also im Tierreich feine, beweglich eingelenkte Haare (AUTRUM 1936).

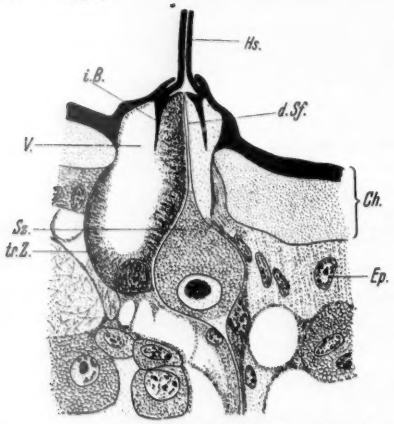

Fig. 5. Längsschnitt durch die Insertion eines Fadenhaares mit dem zugehörigen Sinneszellenkomplex; *Periplaneta orientalis*. *Ch* Chitin; *d.Sf* distaler Sinneszellenfortsatz; *Ep* Epidermiszellen; *Hs* Haarschaft; *i.B* innerer Haarbecher; *Sz* Sinneszelle; *tr.Z* trichogene Zelle mit Vakuole V. 500:1. Nach SIHLER 1924.

Fig. 6. *Locusta viridissima* (Laubheuschrecke) von vorn (genadeltes Tier); an den Beinen unterhalb des Knies die Tympanalspalten, die zum Gehörorgan führen. Da die Beine nach vorn gestellt sind, sieht man beim rechten Bein (in der Figur links) auf die morphologische Außenseite der Tibia; vom linken Bein (in der Figur rechts) sieht man die morphologische Vorderseite. Vergr. 2,9 mal.

In der Technik werden ähnliche Bewegungs-(Schnelle-)empfänger durch spannungsfrei aufgehängte, feine Metallbänder (z. B. 3 μ dicke, zur Versteifung quergeriffelte Aluminiumbänder, die lose in einem Magnetfeld ausgespannt werden) verwirklicht (GERLACH 1924, SCHOTTKY 1924, OLSON 1931). Derartige Bandmikrophone sprechen auf die Schallschnelle an. Sieht man von der Empfindlichkeit ab, so könnte man auch feine Fäden, die den Haaren der Arthropoden besser entsprechen, an Stelle der in der Technik üblichen Bänder verwenden.

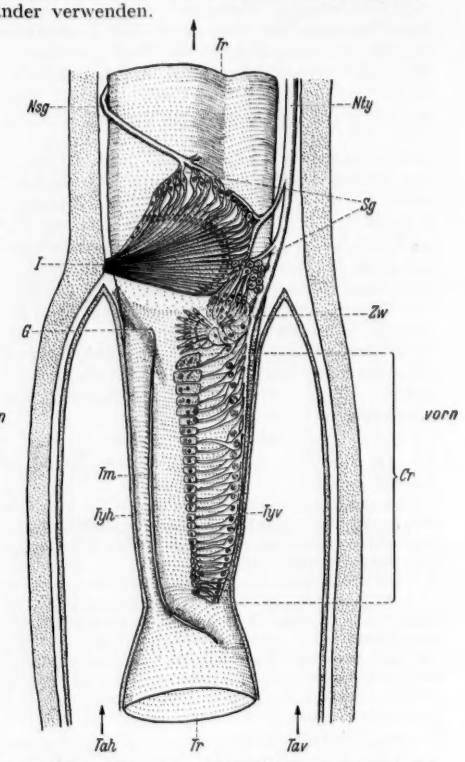

Fig. 7. Gesamtbild der tibialen Sinnesapparate der Heuschrecke *Decticus verrucivorus* (Warzenbeißer) in natürlicher Anordnung nach Fortnahme der äußeren Beinwand von außen gesehen. Vom Subgenualorgan (*Sg*) sieht man die distale Fläche; sein in der Zeichnung oberer Rand liegt der äußeren Beinwand an, liegt also vor der Zeichenebene; von hier zieht die Fläche schräg nach innen und unten. Das Zwischenorgan (*Zw*) liegt zwischen Subgenualorgan und Crista acustica, die der äußeren Beinwand benachbart ist. Die Trachee (*Tr*) gabelt sich bei *G* in 2 Äste; beide Äste werden durch die Tracheenmembran (*Tm*) getrennt. *Cr* Crista acustica; *G* Beginn der Tracheenmembran; *J* Insertionsstelle des Subgenualorgans an der hinteren Beinwand; *Nsg* Subgenualnerv; *Nty* Tympanalnerv; *Sg* Subgenualorgan; *Tah* Hohlraum der hinteren, *Tav* der vorderen Trommelfelltasche; *Tm* Tracheenmembran; *Tr* Trachee der Tibia; *Tyh* hinteres, *Tyv* vorderes Trommelfell, entstanden durch Verschmelzung der hinteren bzw. vorderen Tracheenwand mit der Wand der Trommelfelltasche. 61:1. Nach SCHWABE 1906

Im Tierreich kommt noch ein weiterer Typ von Bewegungsempfängern vor, der in der Eigenart seines Baues und seiner Wirkung außerordentlich überrascht: das sind die *Tympanalorgane der Insekten*, die zwar mit Trommelfellen versehen sind, aber nach einem ganz anderen Prinzip als die Hörorgane der Säugetiere arbeiten. Genauere Untersuchungen liegen über die Tympanalorgane der Laubheuschrecken (Locustiden, Tettigoniiden) vor (AUTRUM 1940, 1941). Diese Hörorgane befinden sich in den Vorderbeinen der Heuschrecken, dicht unterhalb des Knies (Fig. 6). Zu jedem Organ gehören 2 Trommelfelle, die einander angenähert parallel stehen (Fig. 7, 8) und (meist) unter Deckeln verborgen sind, die nur einen feinen Spalt nach außen offen lassen. Zwischen den Trommelfellen befindet sich ein Luftpolster, das von einer Trachee

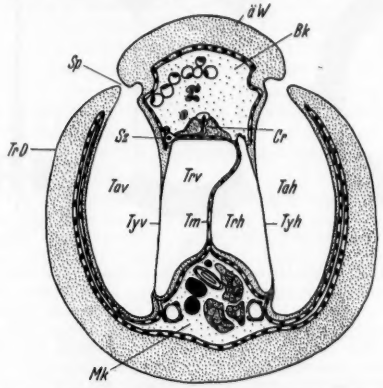

Fig. 8. Querschnitt durch die Tympanalregion der Vorderschiene des Warzenbeißers, etwa in Höhe der Buchstaben „*Cr*" der Fig. 7. *äW* äußere Beinwand; *Bk* Blutkanal, in ihm Fettzellen (die größeren) und Blutzellen (die kleineren); an seiner der vorderen Trachee (*Trv*) anliegenden Wand die Sinneszellen *Sz* der Crista acustica (*Cr*); *Mk* Muskelkanal mit Tracheen, Muskeln, Nerven und einer Sehne; *Sp* Tympanalspalt (s. Fig. 6); *TrD* Trommelfelldeckel; *Trv* vordere, *Trh* hintere Trachee. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 7. 61:1. Nach SCHWABE 1906.

gebildet und in der Mitte durch eine zarte, aber sehr feste Membran (Tracheenmembran, Fig. 7 und 8) geteilt wird. Die Membran liegt den Trommelfellebenen ungefähr parallel. Die Sinneszellen sind längs der Seitenwand der ganzen luftgefüllten „Kapsel" angeordnet (Fig. 7 und 8).

Von der Wirkungsweise dieser Organe hat man sich folgende Vorstellung zu machen (AUTRUM 1940): Jedes der beiden einander gegenüberliegenden Trommelfelle wirkt für sich betrachtet wahrscheinlich als Druckempfänger. Infolge der Kleinheit des anschließenden Luftpolsters sind beide Trommelfelle mit der zwischen ihnen liegenden Tracheenmembran sehr fest gekoppelt. Jedes Trommelfell überträgt also die an ihm wirksamen Schalldrucke auf die Tracheenmembran; an dieser selbst wird infolgedessen nur die Differenz der an beiden Trommelfellen angreifenden Schalldrucke wirksam. Sind die auf die Trommelfelle wirkenden Schalldrucke gleich, so hebt sich ihre Wirkung auf die Tracheenmembran auf; sind sie entgegengesetzt gleich, so schwingt die Tracheenmembran mit maximalen Amplituden. Man bezeichnet diesen Schallempfängertyp als *Druckdifferenz-* oder *Druckgradientempfänger*. Der technische Druckgradientempfänger arbeitet nach dem gleichen Prinzip (v. BRAUNMÜHL und WEBER 1936).

Das Richtungsdiagramm.

Druckempfänger und Druckgradientempfänger (Bewegungsempfänger) unterscheiden sich in ihren Richtungsdiagrammen. Während der Schalldruck an jedem Ort eine skalare Größe ist, wird der Druckgradient (das Druckgefälle) durch einen Vek-

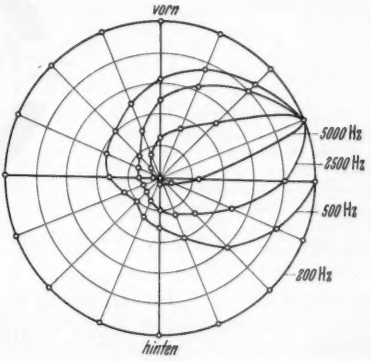

Fig. 9. Richtungsempfindlichkeit des menschlichen Ohres für verschiedene Frequenzen. Für 200 Hz ist das Richtungsdiagramm noch kreisförmig. Nach TRÖGER 1930 aus TRENDELENBURG 1939.

tor dargestellt; ihm kommt also im Gegensatz zum Schalldruck außer seiner Absolutgröße auch eine bestimmte Richtung zu. Den Unterschied kann man sich leicht am Beispiel der Fallinien eines Berges klar machen: Die Höhe eines Punktes ist richtungsunabhängig, das Gefälle in jedem Punkt hängt aber von der Richtung ab, in der man fortschreitet. Die Richtung maximalen Gefälles bezeichnet man durch die Fallinie; ihr entspricht der Gradient. Punkte gleicher Höhe verbindet man durch Niveaulinien. Beim Fortschreiten in einer Niveaulinie ist das Gefälle Null. Höhen kann man z. B. nach der barometrischen Methode mit einem Membranmanometer messen; die räumliche Lage des Instrumentes ist dabei ohne Bedeutung. Gefälle lassen sich durch eine Wasserwaage ermitteln; deren Einstellung ist von der absoluten Höhe unabhängig, sie wird nur durch die Höhendifferenz ihrer Auflagepunkte bestimmt. In analoger Weise ist die Erregung eines Druckempfängers unabhängig von seiner Lage im Raum (solange seine Abmessungen klein gegenüber der Wellenlänge sind). Die Er-

regung eines Druckgradientempfängers ist dagegen unabhängig vom Absolutwert des Schalldruckes, sie zeigt aber eine ausgesprochene Abhängigkeit von der Stellung, die er im Schallfeld einnimmt.

Dementsprechend ist das Richtungsdiagramm des einzelnen menschlichen Ohres ein Kreis, und zwar gilt diese Kreisform für alle Frequenzen, deren Wellenlängen groß gegenüber den Dimensionen des Kopfes sind. Bei kleineren Wellenlängen macht sich eine Schattenwirkung bemerkbar, durch die das ursprünglich kreisförmige Diagramm verzerrt wird (Fig. 9).

Wären die Hörorgane der Heuschrecken Druckempfänger, so wäre bei ihrer Kleinheit mit einer

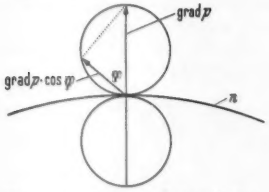

Fig. 10. Konstruktion des 8förmigen Richtungsdiagrammes eines Druckgradientempfängers: Wenn der Druckgradient, der senkrecht zur Niveaulinie n steht, die Größe grad p hat, ist der Wert des Druckgefälles in der Richtung φ: grad $p \cdot \cos\varphi$.

Richtwirkung erst bei Tönen über 100000 Hertz zu rechnen. Arbeiten sie aber als Druckgradientempfänger, so ergibt sich schon bei tiefen Frequen-

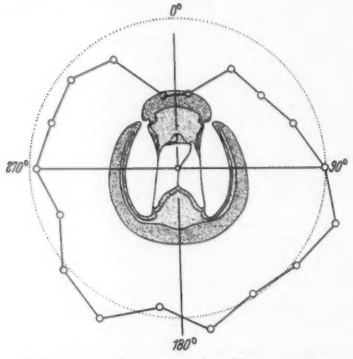

Fig. 11. Richtungsdiagramm des Tympanalorgans der Laubheuschrecke *Locusta viridissima*. Der Abstand der Kurve vom Mittelpunkt entspricht der Größe der Aktionspotentiale des Nerven der Crista für Schall konstanter Intensität (25000 Hz) aus der betreffenden Richtung. Nach AUTRUM 1940.

zen ein Richtungsdiagramm, dessen Formcharakter außerdem nahezu frequenzunabhängig ist: In einer ebenen fortschreitenden Schallwelle spricht der Druckgradientempfänger maximal an, wenn seine Membran senkrecht zur Schallrichtung, d. h. senkrecht zum Druckgradienten (Richtung maximalen Druckgefälles) steht; minimal, wenn sie ihr parallel ist. Die Größe der erregenden Kraft in anderen Richtungen ergibt sich folgendermaßen: Man konstruiert im fraglichen Punkt die Linie konstanten Schalldruckes (Niveaulinie) und die beiden Berührungskreise, deren Durchmesser gleich der maximalen erregenden Kraft ist (Fig. 10). Die erregende Kraft in irgendeiner Richtung ist dann gleich der Projektion der in der Schallrichtung genommenen maximalen erregenden Kraft auf die betreffende Richtung. Die Endpunkte dieser Projektionen liegen dann auf den beiden Berührungs-

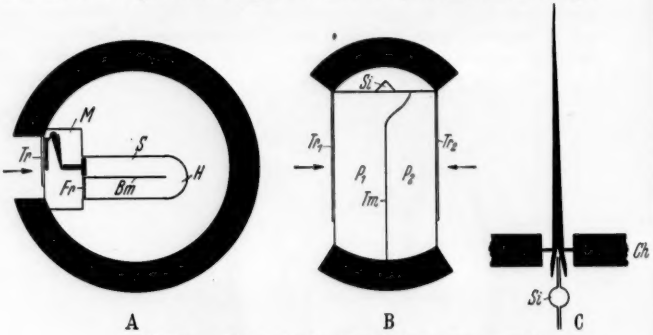

Fig. 12. Schematische Darstellung der verschiedenen Schallempfängertypen im Tierreich. *A. Druckempfänger*: Das Ohr der Säugetiere. Das Trommelfell ist dem Schalldruck nur von einer Seite zugänglich; der Kopf bildet eine feste Kapsel. Dem Trommelfell liegt der Mittelohrapparat (Hammer, Amboß, Steigbügel) an, der die Bewegung des Trommelfells nach einer Drucktransformation dem Innenohr (Schnecke mit CORTIschem Organ) zuleitet. *Bm* Basilarmembran; *Fr* rundes Fenster; *H* Helicotrema; *M* Mittelchr; *S* Schnecke. *B. Bewegungsempfänger:* Die Tympanalorgane der Laubheuschrecken als *Druckgradientempfänger*. Der Schalldruck wirkt auf die beiden einander gegenüberliegenden Trommelfelle Tr_1 und Tr_2, die durch die Luftpolster P_1 und P_2 der Tracheenhohlräume mit der Tracheenmembran *Tm* gekoppelt sind. Auf *Tm* wirkt die Differenz der Drücke, die auf Tr_1 und Tr_2 wirken. *Si* Sinneszellen der Crista acustica. Die Trommelfelle in *A* und *B* bestehen aus 2 Teilen: einem starren, in der Fig. doppelt konturierten, der sich um eine durch das (in der Fig.) obere Ende gehende Achse türartig dreht, und einem weichhäutigen (in der Fig. einfach gezeichneten) Teil, der die Bewegung des starren Teils ermöglicht. *C. Bewegungsempfänger:* Bewegliche Haare der Gliederfüßer als *Schallschnelleempfänger*. Das Haar ist beweglich in dem Chitinpanzer (*Ch*) eingelenkt, an seine Basis tritt eine Sinneszelle *Si*.

kreisen. Man erkennt sofort, daß die Erregungsgröße eines Druckgradientempfängers in Abhängigkeit von der Schallrichtung ein 8-förmiges Diagramm darstellt.

Die Ausmessung der Richtungsdiagramme der Tympanalorgane von Locustiden konnte auf elektrophysiologischem Wege vorgenommen werden. Sie

ergab in der Tat Figuren, die den 8-Diagrammen im wesentlichen gleichen (Fig. 11). Als Reiz diente dabei ein Ton von 25000 Hertz.

Daß kein reines 8-förmiges Diagramm gemessen wurde, ist bei den zahlreichen Asymmetrien, die das anatomische Bild der Tympanalorgane zeigt, nicht verwunderlich. Jedenfalls ist eine Abnahme der Erregungsgröße deutlich, wenn die Trommelfellebenen mit der Schallrichtung zusammenfallen. Ist also das Tympanalorgan mit den Spalten seiner Tympanaltaschen der Schallquelle zugewendet, so erscheint der Heuschrecke der von der Schallquelle ausgehende Ton leiser als in einer um $\pm 90°$ gegen diese gedrehten Richtung.

Auch die abdominalen Tympanalorgane von Acridiern haben ausgesprochene Richtungsdiagramme (PUMPHREY 1940). Jedoch sind sie im einzelnen nicht analysiert.

Zusammenfassend kann man die bisher bekannten Schallempfänger der Insekten als Bewegungsempfänger ansprechen und sie denen der Säuger, die im wesentlichen Druckempfänger sind, gegenüberstellen. Die Fig. 12 gibt schematisch die verschiedenen Grundformen der tierischen Schallempfänger wieder, soweit sie sich bis heute genauer analysieren ließen.

Wir kennen außer den bisher erwähnten noch andere tierische Schallempfänger. Zu nennen sind vor allem die Hörorgane der Fische; hier handelt es sich um Wasserschallempfänger mit hohen physiologischen Leistungen und einem Bau, der von den geschilderten Typen stark abweicht. In physikalischer Hinsicht sind diese Organe noch nicht untersucht. Sie werden weiter unten in anderem Zusammenhang kurz geschildert werden.

Das binaurale Richtungshören.

Um eine Schallrichtung genau zu lokalisieren, sind die oben besprochenen Richtungseigenschaften von Empfängern nicht ausreichend. Ein Richtungshören bei Tieren[1]) kommt, soweit bisher bekannt, stets durch das Zusammenwirken von 2 Schallempfängern zustande. Beim Menschen und den Säugetieren ermöglicht die *Zeitdifferenz* zwischen dem Eintreffen des Schalles am rechten und linken Ohr den Richtungseindruck: Nur wenn der Schall genau von vorn (oder von hinten) kommt, trifft er in beiden Ohren zugleich ein. Liegt aber die Schallquelle z. B. links von der Mittelebene des Kopfes, so trifft der Schall am rechten Ohr etwas später ein als am linken. Es genügt zur Wahrnehmung der Zeitdifferenz, daß diese größer als $3 \cdot 10^{-5}$ sec ist. Tiere leisten sogar noch mehr: Katzen erkennen so feine Richtungsunterschiede, daß ihnen noch Zeitdifferenzen von $3 \cdot 10^{-6}$ sec wahrnehmbar sein müssen. Bei hohen Frequenzen kommt zumindest beim Menschen die Schattenwirkung des Kopfes und die daraus folgende Intensitätsdifferenz unterstützend hinzu.

Ganz anders kommt die Richtungslokalisation mit den Tympanalorganen der Laubheuschrecken zustande. Auch hier wirken 2 Schallempfänger, nämlich die im rechten bzw. linken Vorderbein gelegenen Organe (Fig. 13) zusammen. Während aber beim menschlichen Ohr die Richtcharakteristik des Einzelohrs nur eine Nebenrolle für die Richtungsbestimmung spielt — wie es wegen ihrer geringen Ausbildung bei tiefen Frequenzen von vornherein zu erwarten ist —, ist bei den Heuschrecken das Zusammenwirken der beiden Richtcharakteristiken von entscheidender Bedeutung. Für das einzelne Tympanalorgan erscheint der Schall je nach der Richtung, aus der er eintrifft, verschieden laut. Und zwar ist die Lautheit am geringsten für Schall, der aus der 0°-Richtung (s. Fig. 11) kommt; wird das Tympanalorgan aus dieser Richtung herausgedreht, so nimmt die wahrgenommene Lautstärke zunächst langsam, dann schneller, dann

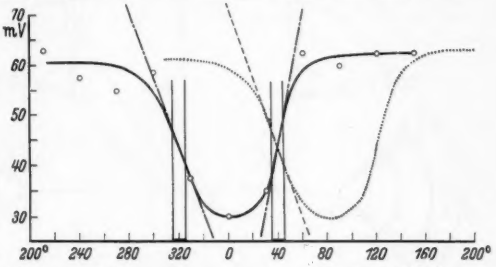

Fig. 13. Richtungsdiagramm von *Locusta viridissima* in rechtwinkligen Koordinaten mit Wendetangenten (Punkt—Strich). Die senkrechten Linien geben den Umfang der kritischen Bereiche bei 320° und 40° an. Die gepunktete Kurve ist um 80° gegen die ausgezogene verschoben; es entspricht also die ausgezogene Kurve dem linken, die gepunktete dem rechten Tympanalorgan in ihren vorderen Extremstellungen. Die beiden Wendetangenten schneiden sich etwa im Wendepunkt; d. h. der Spielraum der Einstellschärfe beim Zusammenarbeiten beider Gehörorgane liegt nahezu bei 0°! Nach AUTRUM 1940.

wieder langsamer zu (Fig. 13, die eine Darstellung des Richtungsdiagrammes in anderen Koordinaten gibt). Von Bedeutung ist der Winkel, bei dem die Lautheitszunahme am steilsten verläuft. Man ermittelt ihn durch Konstruktion der Wendetangenten der Kurve der Fig. 13. Die eine Wendetangente schneidet die Kurve bei etwa 40°. Dementsprechend erfolgt bei einer Drehung des Gehörorgans aus der Richtung 35° in die Richtung 45° eine besonders starke Änderung der subjektiv wahrgenommenen Lautstärke; d. h. das Gehörorgan bewegt sich zwischen 35° und 45° durch einen kritischen Bereich, in dem schon kleine Drehungen starke Lautheitsänderungen bewirken.

Um die Bedeutung dieser Eigenschaft des tympanalen Richtungsdiagramms für die Bestimmung der Schallrichtung beurteilen zu können, muß die Einordnung des Organs in den Gesamtorganismus berücksichtigt werden: Die Vorderbeine, an denen die Tympanalorgane liegen, machen beim Schreiten

[1]) Nicht alle Tiere, die hören können, haben die Fähigkeit, Schallrichtungen zu bestimmen. Ein Beispiel sind die Fische (v. FRISCH und DIJKGRAAF 1935).

der Heuschrecke, wenn sie also z. B. eine Schallquelle ansteuert, pendelnde Bewegungen. Dabei wird der horizontal liegende Schenkel (an sein distales Ende schließt sich die vertikal stehende Schiene mit den Gehörorganen an) um den Drehpunkt D_r (Fig. 14) bewegt, und zwar aus einer Winkelstellung von etwa 90° gegen die Längsachse des Tieres (hintere Extremstellung) bis zu einem Winkel von etwa 40° gegen die Längsachse (vordere Extremstellung), d. h. um rund 50° nach vorn gedreht. Gleichzeitig dreht sich die Richtung der (vorderen) Wendetangente (s. Fig. 14, Strich-Punkt) und damit der oben definierte kritische Bereich aus einem Winkel von 50° gegen die Längsachse um 50°, d. h. so weit, bis die Wendetangente der Längsachse gerade parallel liegt.

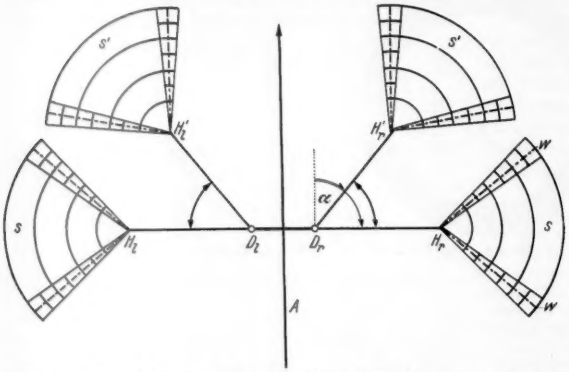

Fig. 14. Das Schema zeigt die Lage der Sektoren schlechten Hörens (*s*) bei den Bewegungen der Beine von *Locusta*. *A* Längsachse der Heuschrecke; D_l, D_r linker bzw. rechter Drehpunkt der Beine am Körper; H_l, H_r Lage des linken bzw. rechten Tympanalorgans bei maximaler Rückwärtsdrehung des Beines, H_l', H_r' bei maximaler Vorwärtsdrehung; *w* Wendetangenten. Nach AUTRUM 1940.

Nimmt man zunächst an, daß der Schall genau von vorn kommt, so wird, kurz bevor das Bein die vordere Extremlage erreicht hat, die scheinbare Lautstärke des Schalles stark abfallen, weil gerade der kritische Bereich des Richtungsdiagramms erreicht ist. Beim Vorwärtsschreiten des anderen Beines spielen sich die gleichen Erscheinungen ab. Die Heuschrecke steuert die Schallquelle an, indem jedes ihrer Beine gerade bis zum Abfall der Lautheit nach vorn bewegt wird. Kommt dagegen der Schall aus einer anderen Richtung, die mit der Körperlängsachse einen Winkel φ bildet, so wird das Tympanalorgan, das auf der Seite der Schallquelle liegt, bei der Vorwärtsbewegung des Beines bereits früher den kritischen Bereich erreichen, d. h. das Bein hält in seiner Bewegung inne, wenn es einen Winkel von $40° - \varphi$ gegen die Längsachse einnimmt, also ehe es die volle mögliche Drehung ausgeführt hat. Das von der Schallquelle abgewandte Bein führt jedoch seine volle Drehung aus, so daß insgesamt eine sukzessive Drehung des Tieres in die Schallrichtung resultiert.

Erstaunlich ist die hohe Einstellgenauigkeit dieses Apparates. Sie ergibt sich, indem man die Richtungsdiagramme für rechtes und linkes Gehörorgan bei vorderer Extremstellung der entsprechenden Beine in das gleiche Koordinatensystem einträgt (Fig. 13) und den Abstand des Schnittpunktes der Wendetangenten von den Wendepunkten der Richtungsdiagramme bestimmt: Diese Punkte fallen praktisch zusammen, woraus sich auf eine Einstellgenauigkeit schließen läßt, die nahe bei 0° liegt. Das gleiche läßt sich auch anschaulich aus der Fig. 14 ablesen.

Empfänger für Körperschall.

Das Ohr und die Tympanalorgane sind für die Aufnahme von Luftschall bestimmt, doch können sie, zumindest das Ohr, unter extremen Bedingungen auch durch Körperschall erregt werden. Bei hohen Frequenzen und unter abnormen Umständen, z. B. beim Menschen unter Wasser, spielt die Körperschallzuleitung zum Ohr sogar eine bedeutende Rolle. Auch beim normalen Schallvorgang wird beim Menschen das Auftreten von Körperschall und seine Wahrnehmung durch das Ohr beobachtet. Dieser Körperschall geht auf Luftschall zurück, der den Kopf getroffen hat. Auch Bodenschall kann auf dem Wege der Knochenleitung als Körperschall das Ohr erreichen. Quantitative Messungen haben aber gezeigt, daß der durch die Bodenbewegungen erzeugte sekundäre Luftschall vom Ohr mindestens 10—100 mal lauter vernommen wird als der durch Knochenleitung unmittelbar übertragene Schall (LANGENBECK 1932). Ausnahmen bilden die Schwingungen, die aus dem Körper selbst stammen (Blutbewegung, Muskeltöne usw.; s. WAETZMANN 1937: „Hören in der Stille"). Es fragt sich nun, ob es Organe gibt, die Schwingungen fester Körper der Umgebung wahrnehmen können. Offenbar ist das nicht die Aufgabe von Ohr und Tympanalorgan.

Organe einer *unmittelbaren Körperschallwahrnehmung* kennen wir vom Menschen in Form der Sinnespunkte in der Haut, die durch Vibrationen fester, mit der Haut in Berührung stehender Körper erregt werden. V. BÉKÉSY hat gezeigt (1939), daß diese Vibrationspunkte nicht mit den lange bekannten Druckpunkten identisch sind: die ersten sprechen nur auf Wechseldruck, die letzten nur auf Gleichdruck an. Beide sind an verschiedenen Stellen, wenn auch nahe beieinander, an der Basis der Haare gelegen (Fig. 15).

Auch bei vielen Insekten sind Organe der Körperschallwahrnehmung gefunden worden, und zwar sind es die in den Beinen, am proximalen Ende der Tibia nahe dem Knie gelegenen *Subgenualorgane*. Sie bestehen aus einem äußerst zarten Segel von

fächerförmig aneinander gelagerten Sinneszellen (Fig. 16 und 7), das schräg zur Längsachse in der Blutflüssigkeit des mehr oder weniger zylinderförmigen Kanals des Beines ausgespannt oder aufgehängt ist. Manchen Insekten, so anscheinend allen Käfern und Fliegen, fehlt das Subgenualorgan. Die Subgenualorgane dienen zur Wahrnehmung von Erschütterungen des Bodens (AUTRUM 1941). Die Leistungen dieser Organe sind erstaunlich hoch. Durch elektrophysiologische Methoden konnten für den Frequenzbereich von 100 bis 8000 Hertz die Schwingungsweiten der Unterlage bestimmt werden, die Schwellenreize für das Subgenualorgan darstellen. Es zeigt sich dabei eine starke Frequenzabhängigkeit dieser Schwellen (Fig. 17). Bei den untersuchten Tieren (Heuschrecken: *Locusta* und *Decticus*, Schaben: *Periplaneta*) liegt ein Optimum zwischen 1000 und 2000 Hertz. Hier genügt bei *Decticus* eine Schwingungsweite des Bodens von 0,4 Å, ja bei der Schabe (*Periplaneta americana*) sogar von 0,04 Å ($= 4 \cdot 10^{-10}$ cm), um eine deutliche Erregung des Subgenualorgans zu bewirken! Als Vergleichsgröße sei der Durchmesser der ersten Elektronenbahn des Wasserstoffatoms mit 1 Å angegeben.

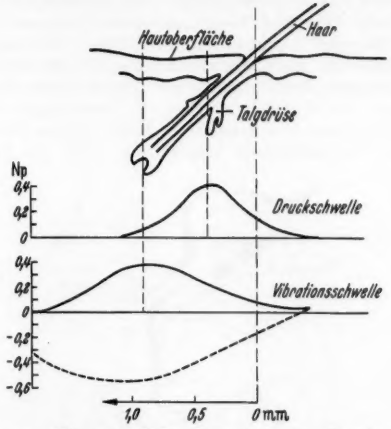

Fig. 15. Die räumliche Trennung der Druck- und Vibrationsempfindung auf der Hautoberfläche des Menschen. Während die Druckschwelle ihr Maximum dicht am Austritt des Haares aus der Hautoberfläche etwa in der Gegend der Talgdrüse hat, liegt das Maximum der Vibrationsschwelle in der Gegend der Haarpapille. Nach v. BÉKÉSY 1939.

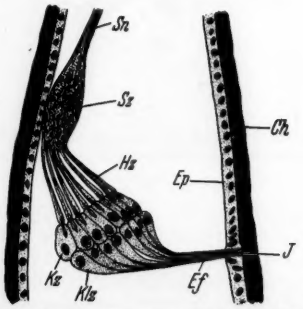

Fig. 16. Subgenualorgan der Ameise *Formica sanguinea* ♀. Längsschnitt durch die Tibia. *Ch* Chitin; *Ef* Endfasern, die zur Insertionsstelle *J* ziehen; *Ep* Epidermiszellen; *Klz* akzessorische Zellen; *Kz* Deckzellen; in ihnen die Stifte, die am distalen Ende der Hüllzellen *Hz* liegen; *Sz* Sinneszellen, deren zentripetale Fortsätze den Subgenualnerven *Sn* bilden. Nach SCHÖN 1911.

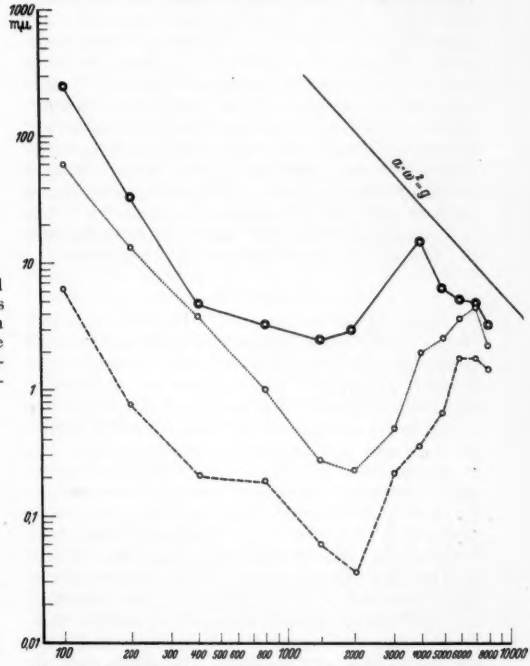

Fig. 17. Schwellen für das Subgenualorgan des Warzenbeißers. Abszisse: Frequenz der Schwingungen des Bodens; Ordinate: Schwingungsweiten in mμ ($= 10^{-7}$ cm). Ausgezogene Kurve: Vorderbein; gestrichelt: Mittelbein; punktiert: Hinterbein. Nach AUTRUM 1941.

Nimmt man eine 10^8-fache Vergrößerung aller Dimensionen vor, so wird der Mensch 170000 km groß, die Schabe selbst statt 4 cm 4000 km lang, d. i. etwa vom Nordkap bis Sizilien, die Erschütterungsschwelle beträgt aber immer erst 0,4 mm!

Trotzdem würde eine solche vergrößerte Schabe die Wellenbewegung, wie sie sich etwa auf einem Binnensee ausbildet, nicht wahrnehmen können: Eine Platte von der Größe der Tarsen (etwa 100 qkm) bleibt auch auf heftig bewegtem Wasser in Ruhe. Das bedeutet in wirkliche Dimensionen übertragen: Die Wärmebewegungen einzelner Atome

und Moleküle haben keine Reizung des Subgenualorgans zur Folge, weil sich diese Bewegungen im Mittel aufheben. Nur eine alle Moleküle der Unterlage gleichsinnig erfassende Bewegung kann wahrgenommen werden.

Übrigens liegen die Amplituden, die am Steigbügel des menschlichen Ohres auftreten, nach v. BÉKÉSY (1941) in den gleichen Größenordnungen. Er maß mit einer kapazitiven Sonde unmittelbar die Schwingungsamplitude des Steigbügels (an der Leiche nach Entfernung der Schneckenflüssigkeit). Bei 2000 Hertz beträgt die Amplitude für einen Schalldruck von 1 dyn/qcm etwa $6 \cdot 10^{-8}$ cm. Daraus würde sich an der Schwelle eine Amplitude von etwa $1{,}2 \cdot 10^{-11}$ cm ergeben; allerdings hat diese Angabe (des Ref.) reichlich viel Hypothetisches; wahrscheinlich ist der errechnete Wert zu klein, die tatsächliche Amplitude größer. V. BÉKÉSY hat die Amplituden bei viel größeren Schalldrucken gemessen, als sie der Schwelle entsprechen, und es ist keineswegs sicher, daß die Steigbügelamplituden in einem so großen Bereich (wahrscheinlich mindestens 4 Zehnerpotenzen) genau proportional dem Schalldruck verlaufen. Die Schwellenamplituden für den Erschütterungssinn der Insekten wurden dagegen direkt bestimmt.

Die Reizleitung.

Schallaufnehmendes und schallverarbeitendes Organ schließen im allgemeinen nicht unmittelbar aneinander an; zwischen sie ist ein reizleitender Apparat geschaltet. Die Aufgabe der Reizleitung übernimmt beim Gehörorgan der Säugetiere das Mittelohr. Allerdings ist die Bedeutung des Mittelohrs für die Schalleitung gelegentlich noch umstritten worden, was in erster Linie auf der Schwierigkeit exakter Messungen beruht. In neuester Zeit ist es v. BÉKÉSY (1941) gelungen, an frisch präparierten Felsenbeinen Versuche über die Arbeitsweise des Trommelfells und der Gehörknöchelchen durchzuführen. Auf Grund dieser experimentellen Untersuchungen ist die Funktion des Mittelohrs folgendermaßen zu beschreiben:

Die Schallbewegungen müssen von der Luft auf die Schneckenflüssigkeit übertragen werden. Würde dieser Übergang direkt erfolgen, so wäre die Stärke des in die Schnecke eintretenden Schalles vom Verhältnis der Schallwellenwiderstände von Luft und Schneckenflüssigkeit abhängig. Der Schallwellenwiderstand eines Mediums ist durch $\mathfrak{z} = \varrho \cdot c$ gegeben, worin ϱ die Dichte, c die Schallgeschwindigkeit im Medium bedeuten. Da für Luft $\mathfrak{z}$ etwa 42 ($g \cdot cm^{-2} sec^{-1}$), für Wasser aber $\mathfrak{z}$ etwa 150000 beträgt, wird $\mathfrak{z}_l/\mathfrak{z}_w$ sehr klein; der größte Teil des auf das ovale Fenster auftreffenden Schalles (bei senkrechtem Einfall 99,9% der auftreffenden Schallenergie) würde reflektiert werden. Die Zwischenschaltung des Trommelfells und der Gehörknöchelchen bewirkt, daß der vor dem Trommelfell herrschende Luftdruck erst nach einer Druckerhöhung (unter entsprechender Verminderung der Amplitude) auf das ovale Fenster zu wirken kommt (HELMHOLTZ 1867). Diese Druckerhöhung geht erstens auf das Verhältnis der Flächen von Trommelfell und ovalem Fenster, zweitens auf eine Hebelwirkung der Gehörknöchelchen zurück. Theoretisch läßt sich eine 22fache Druckerhöhung berechnen; durch direkte Messung erhielt v. BÉKÉSY bis zu 2400 Hertz eine frequenzunabhängige 20fache Druckerhöhung am ovalen Fenster.

Daneben kommt dem Mittelohr eine *Schutzfunktion* zu. Bei großen Schallenergien, also großen Schwingungsamplituden des Trommelfells, übertragen die Mittelohrknochen die Bewegungen des Trommelfells in verringertem Maße auf das Innenohr. Bei normalem Schalldruck führt die Fußplatte des Steigbügels eine Drehbewegung um eine durch ihren Hinterrand gehende vertikale Achse aus (Fig. 18), während der vordere Teil der Steigbügelplatte die Flüssigkeit in den Schneckenkanal drückt. Wird die Bewegungsamplitude des Trommelfells größer, so geht ziemlich plötzlich diese Schwingungsform in eine andere über: der Steigbügel dreht sich um eine durch die Längsachse der Fußplatte gehende Achse (Fig. 18). Infolgedessen wird die Flüssigkeit im Innenohr lediglich von der oberen Hälfte der Fußplatte zur unteren gedrückt, ohne in den Schneckenkanal eingepreßt zu werden. Die Folge dieser Schwingungsform ist eine Abnahme der subjektiven Lautstärke trotz weiterer Zunahme des Schalldrucks (v. BÉKÉSY 1936). Bei Frequenzen über 100 Hertz beobachtet man bei hohen Intensitäten beide Schwingungsformen nebeneinander; unter 20 Hertz sind sie scharf voneinander getrennt. Ist die zweite Schwingungsform

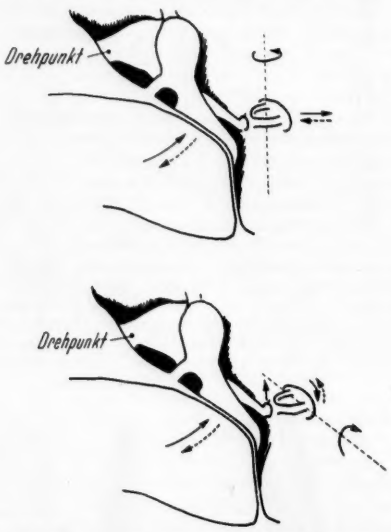

Fig. 18. Schwingungsform der Gehörknöchelchen unterhalb und oberhalb der Schmerzgrenze. Nach v. BÉKÉSY 1936.

erreicht und wird die Intensität des Schalles weiter gesteigert, so stößt der Steigbügel schließlich an die Wand der Paukenhöhle, worauf v. BÉKÉSY die Entstehung der Schmerz- und Kitzelgrenze zurückführt.

Bei vielen *Fischen* findet sich ein eigentümlicher, der Schalleitung dienender Apparat in Gestalt einer paarigen Knochenreihe, die Schwimmblase und Labyrinth miteinander verbindet (WEBERscher Apparat der Ostariophysen, Fig. 19). Die Sacculi der beiden Labyrinthe stehen durch einen mit

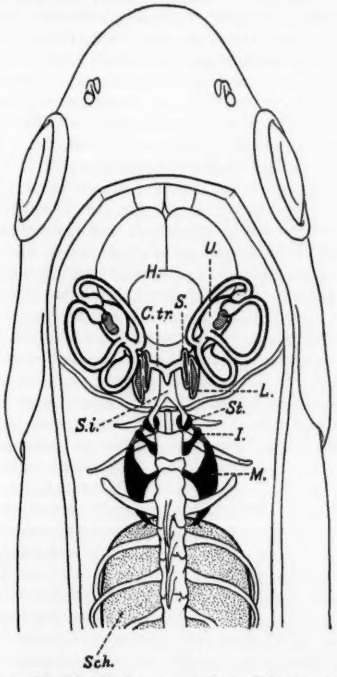

Fig. 19. Die Verbindung zwischen Schwimmblase und Labyrinth durch die WEBERschen Knöchelchen bei den Ostariophysen (Fischen). Schwarz: die WEBERschen Knöchelchen (*M* Malleus; *J* Incus; *St* Stapes); *Sch* Schwimmblase; *S.i* Sinus impar (Perilymphraum); *C.tr* Canalis transversus; *S* Sacculus; *L* Lagena; *U* Utriculus; *H* Hirn (hinterer Teil entfernt). Nach v. FRISCH 1936.

Endolymphe gefüllten Canalis communicans transversus miteinander in Verbindung. Ein Blindsack dieses Querkanals taucht in einen Perilymphraum (Sinus impar), der zu einem Fensterchen in der Schädelwand führt. Dieses Fensterchen ist durch das vorderste der WEBERschen Knöchelchen (Stapes) verschlossen; die beiden anschließenden Knöchelchen (Incus und Malleus) stellen die Verbindung zur Schwimmblasenwand her. V. FRISCH (1938) hat durch entsprechende Operationen gezeigt, daß die Fische (Elritze, Goldorfe) sowohl mit der Lagena allein als auch mit dem Sacculus allein hören können und daß in beiden Fällen keine Hörlücken auftreten. Entfernung der ganzen Pars inferior des Labyrinths (Sacculus und Lagena) hat dagegen Taubheit zur Folge. Es ergab sich weiter, daß der Sacculus seine Reize überwiegend, wenn nicht ausschließlich, durch Vermittlung des WEBERschen Apparates von der Schwimmblase empfängt. Exstirpiert man nämlich zunächst die Lagena — wobei das Hörvermögen sowohl nach Umfang wie Hörschärfe unverändert bleibt — und wird in einem weiteren Operationsgang auch die Schwimmblase entfernt, so tritt fast völlige oder völlige Taubheit ein. Die Schwimmblase scheint also einen — in physikalischer Hinsicht noch nicht näher untersuchten — Empfänger für Wasserschall darzustellen. Es ist von besonderem Interesse, daß die Elritze mit Hilfe des WEBERschen Apparates auch langsame Schwankungen des hydrostatischen Gleichdrucks wahrnehmen kann (DIJKGRAAF 1941). Änderungen des Wasserdrucks um 1—2 cm, im Verlauf von einigen Sekunden vorgenommen, wirken als Reize, auf die man Elritzen dressieren kann. Nach Zerstörung des WEBERschen Apparates fallen diese Reaktionen fort.

Bei den Tympanalorganen der Heuschrecken erfolgt die Reizleitung von den Trommelfellen zu den Sinneszellen der Crista acustica (Fig. 7) über die Luftpolster der Trachee (P_1 und P_2 in Fig. 12B) zunächst zur Tracheenmembran (*Tm* in Fig. 7, 8, 12B); ihre Bewegung wirkt auf die Sinneszellen (AUTRUM 1940). Die Tracheenmembran ist zudem für die Wahrnehmung des Druck*gradienten* von entscheidender Bedeutung (s. S. 73).

Physikalische Reiztransformation.

Die primären Schallempfänger (Trommelfelle, Haare) werden in allen bekannten Fällen zu Schwingungen angeregt. Der unmittelbare Reiz für den nervösen Endapparat (die Sinneszellen selbst) scheint jedoch nicht in allen Fällen von Schwingungen, also periodischen, sondern in gewissen Fällen auch von *zeitlich konstanten Vorgängen* gebildet zu werden: es findet eine *Gleichrichtung* statt. Wir wollen diese Erscheinung als physikalische Reiztransformation bezeichnen. Erst an sie schließen sich dann die Vorgänge an, die den Reiz in Erregung verwandeln und die man unter dem Begriff der physiologischen Reiztransformation (Erregungsbildung) zusammenfassen kann.

Bei den Schnelleempfängern in Form von Haaren scheinen die Schwingungen des reizaufnehmenden Organs unmittelbar auf die Nervenzellen zu wirken. Dem entspricht die Beobachtung (PUMPHREY und RAWDON-SMITH 1936), daß bei tiefen Frequenzen (bis etwa 400 Hertz) die Zahl der elektrischen Impulse, die den von den Haarsensillen ausgehenden Nerven durchlaufen, doppelt so groß ist wie die Frequenz des Reiztons, d. h. jede Halbwelle ergibt eine nervöse Erregung. (Nach kurzer Reizzeit erhält man dann aber eine Periodizität der Nervenerregung, die mit der Frequenz des

Reiztones übereinstimmt.) Geht man zu höheren Frequenzen über, so antwortet der Nerv nur mit der halben Frequenz des Reiztons. Wieweit an diesem Verhalten des Nerven nervöse, wieweit einfache physikalische Vorgänge beteiligt sind, bedarf noch der Untersuchung. — Vermuten kann man eine ähnliche direkte Wahrnehmung der Schwingungen auch für die Vibrationspunkte des Menschen.

Welcher physikalische Vorgang im Innenohr den Reiz für die Zellen des CORTIschen Organs darstellt, darüber besteht heute noch keine Übereinstimmung. Im Laufe der Zeit sind verschiedene Theorien entwickelt worden (zusammenfassende Darstellung z. B. bei E. MEYER 1927). Zwei von ihnen verdienen ausführliche Beachtung. Die Hörzellen des CORTIschen Organs liegen aufgereiht auf einem langgestreckten Band aus querverlaufenden Fasern, der Basilarmembran, dessen Breite von Steigbügelnähe bis zur Schneckenspitze (Helicotrema) $\pm$ stetig zunimmt. Sind die Schallschwingungen vom Steigbügel auf die Flüssigkeit des Innenohrs übertragen, so behauptet die erste Theorie, daß die Fasern der Basilarmembran als abgestimmte Resonatoren (oder als Teile solcher) ebenfalls in Schwingungen versetzt und dadurch die Hörzellen gereizt werden. Hierbei wird angenommen, daß die Membranschwingungen in ihrer Frequenz mit den primären Schallschwingungen der Luft übereinstimmen (Resonanztheorie, HELMHOLTZ u. a.). Die zweite Theorie nimmt an, daß durch die Steigbügelbewegungen in der Schneckenflüssigkeit an bestimmten (von der Frequenz abhängigen) Stellen Gleichdrücke entstehen, die den Reiz für die Hörzellen darstellen (Gleichrichtertheorie, v. BÉKÉSY, RANKE). Im letzteren Fall liegt also eine physikalische Reiztransformation vor.

Nach der Grundannahme der *Resonanztheorie* sind im Innenohr eine große Anzahl von Resonatoren vorhanden, deren Eigenfrequenzen sehr eng über den ganzen Hörbereich verteilt sind. Wesentliche Teile dieser Resonatoren stellen die Querfasern der Basilarmembran (v. HELMHOLTZ 1862) und die Schneckenflüssigkeit dar (s. hierzu LUX in: BUDDE 1917). Als weiteren Faktor für die Abstimmung führte WILKINSON (1922) die Spannung der Fasern der Basilarmembran ein. Modelle, die er zur Veranschaulichung dieser Vorstellung baute, haben keine hinreichende physikalische Ähnlichkeit mit dem Innenohr, so daß ihnen keine Beweiskraft zukommt.

Einwände gegen die Resonanztheorien stützen sich vor allem auf die Widersprüche, die sich bei Bestimmung der Dämpfung der Ohrresonatoren ergeben haben. Jedem schwingungsfähigen Gebilde kommt eine bestimmte Dämpfung zu. Ist die Dämpfung klein, so ist die Abstimmschärfe des Resonators groß, d. h. er wird nur durch solche Frequenzen merkbar erregt, die seiner Eigenfrequenz eng benachbart sind. An Patienten, bei denen man Hörlücken infolge einer Schädigung des CORTIschen Organs festgestellt hatte, wurde beobachtet, daß in der Nähe dieser Hörlücke eine 10prozentige Frequenzänderung die Hörschwelle um das 1000fache änderte. Diese große Abstimmschärfe würde für die Resonatoren ein logarithmisches Dekrement von $\vartheta = 0{,}0006$ ergeben (v. BÉKÉSY 1928), falls die Resonanztheorie anwendbar ist. Andererseits entspricht kleine Dämpfung großer Einschwingzeit des Resonators und umgekehrt, und der oben gefundene Wert für ϑ ist nicht damit verträglich, daß unter Umständen schon wenige Perioden genügen, um einen Ton als solchen deutlich werden zu lassen (LÜBCKE 1921; BÜRCK, KOTOWSKI und LICHTE 1936). Auch andere Beobachtungen, bei denen die Einschwingzeiten der Ohrresonatoren gemessen wurden, ergeben für ϑ einen Wert, der bedeutend größer als 0,1 sein müßte, also fast aperiodischem Einschwingen (und Abklingen) entsprechen würde.

Durch theoretische Untersuchungen von JUNG (1940) ist versucht worden, diese Widersprüche innerhalb der Resonanztheorie zu klären. Nach JUNG besteht die Möglichkeit, daß infolge der besonderen Verhältnisse im Ohr sowohl Abkling- wie Einschwingzeiten sehr viel kleiner ausfallen können, als der gemessenen Dämpfung und der Abstimmschärfe entsprechen würde. Eine schnelle Abklingzeit läßt sich verstehen, wenn man annimmt, daß in dem Augenblick, in dem kein Schall mehr von außen auf das Trommelfell wirkt, ein zusätzlicher großer Widerstand auftritt, der eine starke Dämpfung der an sich sehr wenig gedämpften Resonatoren zur Folge hat. Das Auftreten eines solchen zusätzlichen Widerstandes läßt sich folgendermaßen verständlich machen: Es ist bekannt, daß außer den Widerständen von Trommelfell und Schnecke noch wesentliche Nebenwiderstände vorhanden sind, die zu einem raschen Abklingen der Trommelfellbewegungen führen. Es wird angenommen, daß diese große Nebenimpedanz durch das Luftpolster im Mittelohr gebildet wird und zu schnellem Abklingen des Systems Trommelfell—Gehörknöchelchen—ovales Fenster Anlaß gibt. Andererseits soll, wiederum auf Grund der Nebenimpedanz, nach dem Aufhören des Tones das ovale Fenster einen schallharten, nahezu starren Abschluß für die Flüssigkeit im Innenohr darstellen. Wollte also der Resonator (Querfaser der Basilarmembran) mit der seiner Dämpfung entsprechenden Langsamkeit abklingen, so müßte er die Schneckenflüssigkeit aus der ihm innewohnenden Energie in Bewegung setzen. Da die vom ovalen Fenster — solange der Ton auf das Trommelfell wirkt — in Bewegung gesetzte Flüssigkeitsmenge praktisch ausschließlich von dem Bereich der in Resonanz befindlichen Basilarmembranfasern aufgenommen werden kann (wie eine theoretische Rechnung zeigt), schwingen die übrigen, nicht abgestimmten Fasern — solange der Ton wirkt — nicht. Ebenso nehmen sie auch nach Aufhören des Tones die vom weiterschwingenden Resonator in Bewegung gesetzte Schneckenflüssigkeit nicht

auf, weil die Energie dieser Restschwingung ja kleiner sein muß als die volle Schwingungsenergie vor dem Aufhören des Tones. Als Ausweichstelle für die durch den abklingenden Resonator in Bewegung gesetzte Flüssigkeit bleibt daher nur das ovale Fenster, das aber für die Innenohrflüssigkeit gerade als starrer Abschluß wirken soll. Also wird der Resonator stark gebremst und muß schnell, fast aperiodisch abklingen.

Daß trotz geringer Dämpfung auch schnelle Einschwingvorgänge vorkommen können, versucht JUNG ebenfalls zu erklären. Er nimmt dazu an, daß die auf den Resonator einwirkenden Kräfte zunächst sehr groß, aber außerdem amplitudenabhängig sind, so daß sie mit zunehmendem Einschwingen in Resonanz sich dem Wert o nähern.

Die Überlegungen von JUNG zeigen, wie sich theoretisch die Schwierigkeiten umgehen lassen, die sich aus den Widersprüchen zwischen Dämpfung und Einschwingvorgängen ergeben. Leider gibt der Ansatz von JUNG keine Erklärung für wichtige physiologische Tatsachen (z. B. Adaptationserscheinungen, s. S. 84).

Da die Werte der physikalischen Größen, die in den theoretischen Untersuchungen über das Innenohr auftreten, zum größten Teil nicht genau bekannt sind, die theoretische Behandlung zudem stets mehrere vereinfachende Annahmen machen muß, ergeben die theoretischen Betrachtungen stets nur, daß gewisse hypothetische Annahmen *möglich* sind, nicht aber, daß sie notwendig für das Ohr gelten. Eine unmittelbare experimentelle Analyse der Hörvorgänge stößt andererseits zur Zeit auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Es war daher ein bedeutender Fortschritt, als v. BÉKÉSY auf dem bereits früher von EWALD beschrittenen Weg weiterging und Modelle konstruierte, die jedoch unter Wahrung der Bewegungsgleichung hergestellt, also physikalisch (nicht geometrisch) dem Innenohr ähnlich waren. Im wesentlichen bestehen die Modelle aus einem Messingrahmen, der in der Mitte durch eine an Breite zunehmende Gummimembran (= Basilarmembran) geteilt ist, so daß zwei der Scala vestibuli bzw. tympani entsprechende Kanäle entstehen. Durch ein Loch (= Helicotrema) des die Gummimembran tragenden Blechstreifens kommunizieren beide Kanäle miteinander (Fig. 20). Zwei Glasplatten vervollständigen den Rahmen zu einem geschlossenen durchsichtigen Kasten. An seinem einen Ende sind übereinander 2 Gummimembranen angebracht, die das ovale und runde Fenster darstellen sollen. Das ovale Fenster kann durch eine Antriebvorrichtung in Schwingungen versetzt werden (Fig. 20).

Die Dicke der Gummimembran (Basilarmembran) wurde so gewählt, daß durch einen starken Ton die Membran an gewissen, in ihrer Lage von der Frequenz abhängigen, eng umgrenzten Stellen durchlöchert wurde (Fig. 21). Eine derartige Perforation beobachtete nämlich WITTMAACK (1917) in der Basilarmembran von Meerschweinchen, wenn er sie starken Tönen aussetzte.

Setzt der Ton ein, so sieht man anfänglich in der Flüssigkeit der Modelle, in der Kohlenstaub suspendiert ist, eine starke, zum Helicotrema hin gerichtete Strömung, was darauf schließen läßt, daß ein in Richtung auf das Helicotrema fortschreitender Wellenzug vorhanden ist. Im eingeschwungenen Zustand befindet sich, wenigstens bei genügend hohen Frequenzen, die Flüssigkeit in der Nähe des Helicotrema in Ruhe; an einer bestimmten Stelle über und unter der Membran bilden sich aber zwei scharf ausgeprägte Wirbel aus (Fig. 20). Der Durchmesser der Wirbel ist gleich der Flüssigkeitshöhe über bzw. unter der Membran. Die Wirbelgeschwindigkeit ist bis zu den kleinsten Bewegungen hinab der Amplitude des Steigbügels proportional. Bei tiefen Frequenzen liegt der Wirbel in der Nähe des Helicotrema, mit steigender

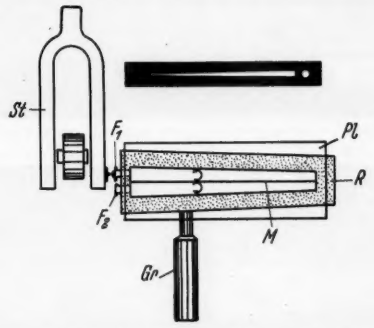

Fig. 20. Aufbau des Ohrenmodells nach v. BÉKÉSY. Im Messingrahmen *R* ist in der Mitte die Metallplatte *M* (darüber in Flächenansicht abgebildet) befestigt; die Aussparung trägt die Gummimembran, rechts daneben das Helicotrema; über und unter der Membran die Wirbel. In der linken Rahmenwand 2 Röhrchen, die durch Gummimembranen F_1 und F_2 abgeschlossen sind; sie stellen das ovale bzw. runde Fenster dar. *St* Stimmgabel; *Gr* Griff; *Pl* Glasplatte. Nach v. BÉKÉSY 1928.

Frequenz wandert er zum Steigbügel hin. V. BÉKÉSY nimmt an, daß es der Gleichdruck dieser Wirbel sei, der die Erregung der Hörzellen hervorruft.

Zu einer prinzipiell gleichen, wenn auch im einzelnen abweichenden Ansicht gelangt RANKE (1931) durch theoretische Überlegungen. Auch nach seinen Ableitungen resultiert an einer bestimmten Stelle der Basilarmembran ein Gleichdruck (und ein Wirbel). Außerdem nehmen RANKE und v. BÉKÉSY an, daß auf der Basilarmembran fortschreitende Wellen vorhanden sind, die an der Stelle des „Störungsdruckes", an der auch der Wirbel entsteht, reflektiert werden, so daß sich im Anfangsteil der Cochlea stehende Wellen ausbilden können. Diese stehenden Wellen sind in Resonanz mit der erregenden Frequenz, umfassen aber nur wenige Halbwellen (etwa 1—4). Die Resonanz im Anfangsteil der Schnecke, verbunden mit dem Gleichrichtvorgang an der Wirbelstelle, lassen RANKE von einer Gleichrichterresonanztheorie sprechen.

Für die Gleichrichterresonanztheorie bestehen die Widersprüche nicht, die sich aus den Bestimmungen einer „Dämpfung von Ohrresonatoren" ergeben. Hier spricht nämlich der physikalische Apparat aperiodisch im Augenblick des Einsetzens des Tones an und hört aperiodisch mit dem Verschwinden des Tones auf; die Wirbel beginnen momentan mit dem Ton und verschwinden zugleich mit ihm. Und was als Anklingen und Abklingen der Ohrresonatoren beobachtet wird, ist — weil ja gar keine Resonatoren vorhanden sind — kein physikalischer, sondern ein nervenphysiologischer Vorgang (v. HORNBOSTEL 1930/32). Über ihn wissen wir leider zur Zeit noch nichts Genaues.

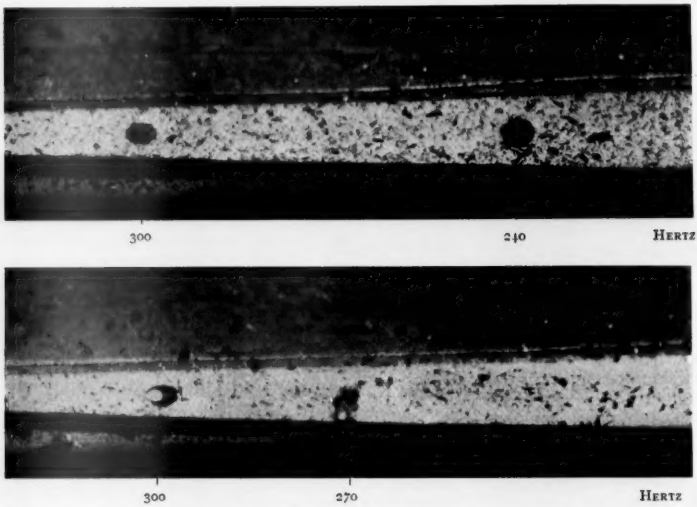

Fig. 21. Durchlöcherungen der Modellmembran an einer von der Frequenz bestimmten Stelle. Nach v. BÉKÉSY aus RANKE 1935.

Von Interesse ist, daß auch die ursprüngliche Resonanztheorie, die Bewegungen nur an einer engumgrenzten Stelle der Basilarmembran annimmt und im Wechseldruck den eigentlichen Reiz erblickt, durchaus Platz für das Auftreten von Wirbeln in unmittelbarer Nähe der Erregungsstelle läßt (JUNG 1940). Die Möglichkeit, daß Wirbel auftreten, besteht also offenbar bei ganz verschiedener Schwingungsform der Basilarmembran.

Auch bei gänzlich anders gebauten tierischen Schallempfängern konnte das Auftreten von Wirbeln in der die Sinneszellen umgebenden Flüssigkeit wahrscheinlich gemacht werden: nämlich bei den *Subgenualorganen der Insekten* (AUTRUM, unveröffentlicht). Unmittelbarer Beobachtung sind die Subgenualorgane ebenfalls nicht zugänglich, weil das umgebende Chitin undurchsichtig ist. Es ist aber verhältnismäßig leicht, den Subgenualorganen ähnliche Modelle zu bauen: Die Tibia wird durch eine gleich große Glaskapillare nachgebildet, in die sich unter Anwendung einiger Kunstgriffe auf verschiedene Weisen eine feine Gummimembran einbringen läßt. Sie soll das segelförmig im Blutkanal ausgespannte Subgenualorgan darstellen (Fig. 7, 16 und 22). Zusatz von Glycerin oder Tragant erhöht die Zähigkeit, feiner Kohlenstaub macht die Strömungen sichtbar.

Setzt man solche Modelle auf den Schwingungstisch und untersucht unter dem Mikroskop die Vorgänge, die sich bei Erschütterung abspielen, so beobachtet man an der Oberfläche der Gummimembran das Auftreten von Wirbeln. Die übrige Flüssigkeit in der Kapillare bleibt in Ruhe. Die Form der Wirbel, ihre Höhe und Lage ist von der speziellen Form und Beschaffenheit der Membran abhängig. Für das Auftreten der Wirbel ist es jedoch gleichgültig, ob man die Membran sehr dünn oder stärker wählt. Auch an durchlöcherten oder zerfetzten Membranen (die zum Teil nicht an einer Haarschlinge befestigt waren, wie in dem Beispiel der Fig. 22, sondern innen an die Wand der Kapillare geklebt wurden) konnten regelmäßig Wirbel beobachtet werden. Diese Tatsache ist deshalb von besonderem Interesse, weil die Membran des Subgenualorgans den Blutkanal nicht völlig abschließt, sondern dem Blut noch genügenden Durchtritt gestattet. Die Wirbel können bis zu hohen Frequenzen beobachtet werden. Mit steigender Amplitude nimmt die Rotationsgeschwindigkeit der Wirbel zu. Sie beginnen praktisch sofort bei Einwirken der Schwingung und hören gleichzeitig mit dem Verschwinden der Erschütterung auf. Für das Auftreten der Wirbel ist es gleichgültig, ob die Kapillare in Richtung ihrer Längs-

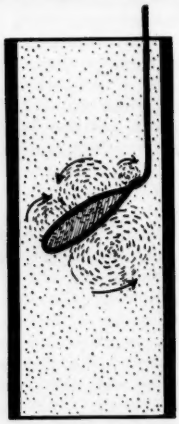

Fig. 22. Modell des Subgenualorgans. In einer Glaskapillare ist eine Haarschlinge aufgehängt, die eine feine Gummimembran trägt. Bei Erschütterung treten an der Membran Wirbel auf.

achse oder in beliebigen anderen Richtungen erschüttert wird. Es liegt nahe, in diesen Wirbeln die eigentliche Reizursache für die Sinneszellen des Subgenualorgans zu sehen. Da die Lage des Wirbels frequenzunabhängig ist, ist eine Klanganalyse durch die Subgenualorgane und eine Tonunterscheidung nicht möglich. Das steht in gutem Einklang mit elektrophysiologischen Untersuchungen über die Art der Aktionspotentiale bei Reizung mit verschiedenen Frequenzen: Es scheint, als ob die Insekten mit den Subgenualorganen verschiedene Frequenzen nicht unterscheiden können.

Physiologische Reiztransformation.

Welcher Vorgang bewirkt die eigentliche Erregung der Sinneszellen? Die Hörtheorien nehmen, soweit sie die physikalischen Vorgänge im Innenohr behandeln, teils periodische Vorgänge (Schwingungen der Basilarmembran), teils eine Gleichrichtung (Wirbeldruck) als physikalisches Endergebnis an. Sowohl nach der Resonanztheorie wie nach der Gleichrichtertheorie spielen sich beiderlei Vorgänge nebeneinander ab (s. oben), nur daß die Anhänger der Resonanztheorie im Wechseldruck, die Anhänger der Gleichrichtertheorie im Gleichdruck den eigentlichen Reiz sehen. Man kann daher vom Standpunkt der physiologischen Reiztransformation die entscheidende Alternative zwischen beiden Theorien so formulieren: Ist die Schwingungsform der Basilarmembran für die Reizung der Hörzellen der entscheidende Faktor (HELMHOLTZ, WAETZMANN, JUNG) und der auftretende Gleichdruck nebensächlich, oder ist der Gleichdruck die eigentliche Reizgröße (v. BÉKÉSY, RANKE) und die Schwingung der Basilarmembran nur die notwendige Bedingung für das Zustandekommen der Wirbel bzw. des Gleichdrucks?

Vom nervenphysiologischen Standpunkt ist die Auffassung von der Gleichrichtung „sympathischer". Wir verfügen heute bereits über umfangreiche experimentelle Ergebnisse (vor allem von v. BÉKÉSY), die der Gleichrichterresonanztheorie ein großes Übergewicht geben. Es seien vor allem die Untersuchungen über die Adaptationserscheinungen (s. unten), relative Unterschiedsschwellen und die Schwebungserscheinungen genannt. Das Studium dieser Erscheinungen ermöglicht es, bereits gewisse Vorstellungen über die Erregungsbildung zu entwickeln. Außerordentlich interessant ist, daß die starke Frequenzabhängigkeit der Hörschwelle — bei tiefen Tönen sind wesentlich größere Energien zur Schwellenreizung erforderlich als bei mittleren Frequenzen von etwa 1000 Hertz — auf unterschiedlichem physikalischem Reiztransport zu den Sinneszellen beruht und nicht auf grundlegende Verschiedenheiten der anatomisch gleich gebauten Sinneszellen des CORTIschen Organs zurückgeht. *Die nervösen Apparate haben längs der ganzen Basilarmembran gleiche Eigenschaften, die Nervenerregung ist bei verschiedenen Frequenzen gleichartig.* Den Beweis führte v. BÉKÉSY (1929) durch Untersuchung der Frequenzabhängigkeit der relativen Amplitudenunterschiede, die gerade merkbar sind. Diese Unterschiedsschwellen sind im ganzen Bereich von 50 bis 12000 Hertz frequenzunabhängig. In diesem Zusammenhang ist auch ein geistreicher Versuch von v. BÉKÉSY zu erwähnen, durch den die Theorie der Schwebungen unter Zugrundelegung der NERNSTschen Theorie der Erregungsvorgänge nervenphysiologisch unterbaut wird.

Im allgemeinen sind jedoch die Erscheinungen, die sich bei der Erregung der Sinneszellen abspielen, noch in Dunkel gehüllt. Deshalb soll auch auf die sehr widersprechenden Untersuchungen und Deutungen des Wever-Bray-Phänomens und der in der Schnecke auftretenden Potentiale nicht eingegangen werden.

Die *Beziehungen zwischen den peripheren Schallempfängern und dem Zentralnervensystem* stellen der Physiologie eine Reihe wichtiger Fragen. Worauf beruht es z. B., daß bestimmten Frequenzen bestimmte Tonempfindungen entsprechen und daß diese Tonempfindungen als geordnet erlebt werden?

Den ersten Ansatz zur Klärung dieser Erscheinungen machte JOHANNES MÜLLER (1837) mit der Aufstellung des Prinzips der spezifischen Sinnesenergien: Der Unterschied in den Empfindungen verschiedener Sinne beruht nicht auf der Verschiedenheit der äußeren Einwirkungen, welche die Empfindung hervorrufen, sondern nur auf der Verschiedenheit der Nervenapparate, welche sie aufnehmen. Ursprünglich von JOHANNES MÜLLER nur für die Modalitäten angenommen, wurde das Prinzip von HELMHOLTZ auch für die einzelnen Sinnesqualitäten herangezogen: Bestimmten Fasern der Basilarmembran und den durch ihre Bewegung erregten Sinneszellen sind bestimmte Empfindungsqualitäten zugeordnet. „Die Empfindung verschiedener Tonhöhen wäre hiernach also eine Empfindung in verschiedenen Nervenfasern" (HELMHOLTZ). Danach entspricht die erlebte Ordnung der Töne der räumlichen Aneinanderreihung der Sinneszellen des CORTIschen Organs.

Es läßt sich in der Tat zeigen, daß die erlebte Tonhöhe nicht eigentlich von der Frequenz abhängt: In der Regel wird sogar die gleiche Frequenz auf beiden Ohren verschieden hoch gehört (ZURMÜHL 1930); aus beiden Empfindungen zusammen resultiert eine mittlere Tonhöhe. Besonders aufschlußreich sind in diesem Zusammenhang die Adaptationserscheinungen (v. BÉKÉSY 1929). Läßt man auf ein Ohr einen Ton bestimmter Frequenz (z. B. 800 Hertz) längere Zeit (einige Sekunden bis 2 Minuten) einwirken, so tritt eine Adaptation nicht nur für diesen Ton, sondern auch für ein breites Frequenzband ein, das den Adaptationston beiderseits umgibt (Fig. 23). Das zwingt zu dem Schluß, daß das Erregungsgebiet auf der Basilarmembran nicht nur eine oder wenige Fasern umschließt, wie es die Resonanztheorie (HELMHOLTZ, aber auch JUNG) verlangt, sondern daß der Reiz eine größere Ausdehnung besitzt. Die eben beschriebenen Wirbel

(oder andere Gleichdrücke) stellen Reize dar, deren räumliche Ausdehnung gut mit diesen Beobachtungen übereinstimmt. Wichtig für die Analyse der Frequenzempfindung ist nun, daß nach vorangegangener Adaptation die Tonhöhe der benachbarten Frequenzen geändert erscheint. Nach einer Adaptation etwa mit 800 Hertz ist nämlich für einen nachfolgenden Ton die Erregungsgröße auf der Seite des Adaptationstones vermindert, das Maximum der Erregung der Sinneszellen also verschoben. Nach Adaptation mit einer bestimmten Frequenz hört man daher Töne geringerer Frequenz tiefer, solche höherer Frequenz höher, als ihrer Schwingungszahl entspricht. Diese Verschiebungen können recht beträchtliche Werte (bis zu 9% der Frequenz) annehmen (Fig. 24). Die Adaptationserscheinungen lehren, daß auch bei Einwirkung eines reinen Tones dem Zentralnervensystem Erregungen von einer großen Zahl von Sinneszellen, die einem umfangreichen Gebiet der Basilarmembran angehören, zugeleitet werden. Entscheidend für die Tonhöhenempfindung ist also die entsprechende Erregungsverteilung auf der Basilarmembran. Das Gesetz der spezifischen Sinnesenergien scheint demnach in der Form für das Gehör zu gelten, daß über die wahrgenommene Tonhöhe nicht die Frequenz, sondern die Verteilung der Erregungsgrößen in den Sinneszellen des CORTIschen Organs entscheidet.

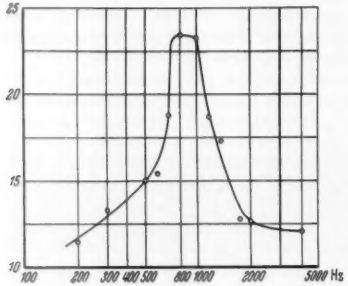

Fig. 23. Adaptation des menschlichen Ohres durch einen Ton von 800 Hz (10 μbar, 2 Minuten). Die Ordinate gibt den Faktor an, um den die Schallstärke eines beliebigen Tones (in Hz auf der Abszisse) erhöht werden muß, damit er nach vorangeganger Adaptation des Ohres durch 800 Hz gleich laut wie vor der Adaptation erscheint. Nach v. BÉKÉSY 1929.

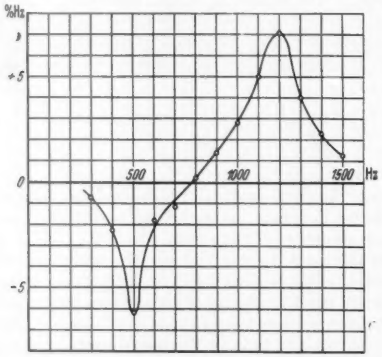

Fig. 24. Scheinbare Änderung (in Prozent der wirklichen Frequenz auf der Ordinate) der Tonhöhe eines Tones (in Hz auf der Abszisse) nach Adaptation des Ohres durch einen Ton von 800 Hz. Nach v. BÉKÉSY 1929.

Die Verknüpfung der Peripherie mit dem Zentralnervensystem kann daher nicht einfach mit dem Bilde eines Mosaiks beschrieben werden, in dem jedes Element spezifisch ist und spezifisch mit dem Zentralnervensystem verbunden ist. Die Peripherie bildet vielmehr ein Gefüge, dessen Abbild im Zentralnervensystem die Empfindung bestimmt. Sobald es sich also um die Einordnung der Schallempfänger in den gesamten Hörprozeß handelt, ergibt sich zwingend die Notwendigkeit, sowohl die funktionell hintereinander als auch die nebeneinander geordneten Teile nicht als isolierte Bausteine zu betrachten, sondern sie einzuordnen in eine Gesamtheit mit gegenseitigen Abhängigkeiten. Hier liegt eine Klippe für viele „Hörtheorien", die einseitig von physikalischen Vorstellungen ausgehen. Andererseits beruht nicht zuletzt der Erfolg und der bleibende Wert der Arbeiten von HELMHOLTZ gerade darauf, daß er wie kein zweiter in bewundernswerter Weise die Gesamtheit der Erscheinungen des Hörens in den Kreis seiner Untersuchungen einbezogen hat.

Literatur.

H. AUTRUM, Z. vgl. Physiol. **23**, 332 (1936); **28**, 326 (1940); **28**, 580 (1941) — Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1936** — Verh. dtsch. zool. Ges. **1936**, 125. — G. v. BÉKÉSY, Physik. Z. **29**, 793 (1928); **30**, 115 u. 721 (1929) — Akust. Z. **1**, 13 (1936); **3**, 21 (1938); 4, 316 (1939); **6**, 1 (1941). — H. J. v. BRAUNMÜHL u. W. WEBER, Angewandte Akustik. Leipzig 1936. — BUDDE, Physik. Z. **18**, 225 (1917). — W. BÜRCK, P. KOTOWSKI u. H. LICHTE, Ann. Physik (5) **25**, 433 (1936). — S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. **28**, 389 (1941). — K. v. FRISCH, Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **11**, 210 (1936) — Z. vergl. Physiol. **25**, 703 (1938). — K. v. FRISCH u. S. DIJKGRAAF, Z. vergl. Physiol. **22**, 641 (1935). — E. GERLACH, Physik. Z. **25**, 675 (1924). — H. v. HELMHOLTZ, Pflügers Arch. **1**, 1 (1867) — Lehre von den Tonempfindungen, 6. Aufl. Braunschweig 1913 (1862). — E. M. v. HORNBOSTEL, Jber. Physiol. **9 I**, 755 (1930/32). — H. JUNG, Akust. Z. **5**, 268 (1940). — B. LANGENBECK, Z. Hals- usw. Heilk. **30**, 609 (1932), zit. nach Handbuch Experimental-Physik **17 III**, 134. — E. LÜBCKE, Z. techn. Physik **2**, 52 (1921). — E. MEYER, Handbuch der Physik **8** (1927). — D. E. MINNICH, J. of exper. Zool. **42**, 443 (1925); **72**, 439 (1936). — H. F. OLSON, J. Acoust. Soc. Amer. **3**, 56 (1931). — P. PALMGREN, Acta zool. fenn. **19**, 1 (1936). — W. u. G. PECKHAM, J. Morph. a. Physiol. **1**, 382 (1887). — R. J. PUMPHREY, Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **15**, 107 (1940) (kam mir erst nach Abschluß der vorliegenden Arbeit zur Kenntnis). —

R. J. PUMPHREY u. A. F. RAWDON-SMITH, Proc. roy. Soc. Lond. (B) **121**, 18 (1936). — O. F. RANKE, Die Gleichrichterresonanztheorie. München 1931 — Erg. Physiol. **37**, 12 (1935). — W. SCHOTTKY, Physik. Z. **25**, 672 (1924). — K. SCHUSTER, Elektr. Nachr.-Techn. **9**, 235 (1932) — Handbuch Experimental-Physik **17 II**, 62 (1934). — J. TRÖGER, Physik. Z. **31**, 26 (1930). — G. WILKINSON, Amer. J. Physiol. **56** (1922). — E. WAETZMANN, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., N. F., Nachr. Biol. **3**, 65 (1937). — ZURMÜHL, Z. Sinnesphysiol. **61**, 40 (1930), zit. nach RANKE 1935.

Kurze Originalmitteilungen.

Für die kurzen Originalmitteilungen ist ausschließlich der Verfasser verantwortlich.

Sprunghafte Änderungen des luftelektrischen Feldes und atmosphärische Entladungen.

In einer früheren Arbeit wurde ein Gerät zur Dauerregistrierung der Feinstruktur der atmosphärisch-elektrischen Bodenfeldstärke beschrieben[1]: Eine über einen hohen Widerstand zur Erde abgeleitete Wilson-Platte ist dauernd dem Feld ausgesetzt und liefert ein Variogramm der an ihr herrschenden Feldstärke innerhalb eines durch die Apparatkonstanten begrenzten Periodengebietes. Sehr rasch verlaufende aperiodische Feldsprünge werden in bestimmter Verkleinerung wiedergegeben.

Es ist durch eine Reihe von Arbeiten bekannt, daß das elektrische Feld der Atmosphäre bei Blitzentladungen sehr starke und komplizierte Änderungen erfährt, in denen sich die einzelnen Entladungsphasen widerspiegeln[2]). Das Ziel meiner Untersuchungen war deshalb nicht nur auf die Feldänderungen bei gewittrigen Entladungen, sondern allgemein auf die „Unruhe" des Feldes im Zusammenhange mit meteorologischen und sonstigen Einflüssen gerichtet. Aus diesem Grunde wurde zunächst auf ein besonders hohes zeitliches Auflösungsvermögen verzichtet und mit dem „Photozellenkompensator" der Firma Hartmann & Braun, Frankfurt a. M., als Anzeigegerät gearbeitet. (Der Papier-

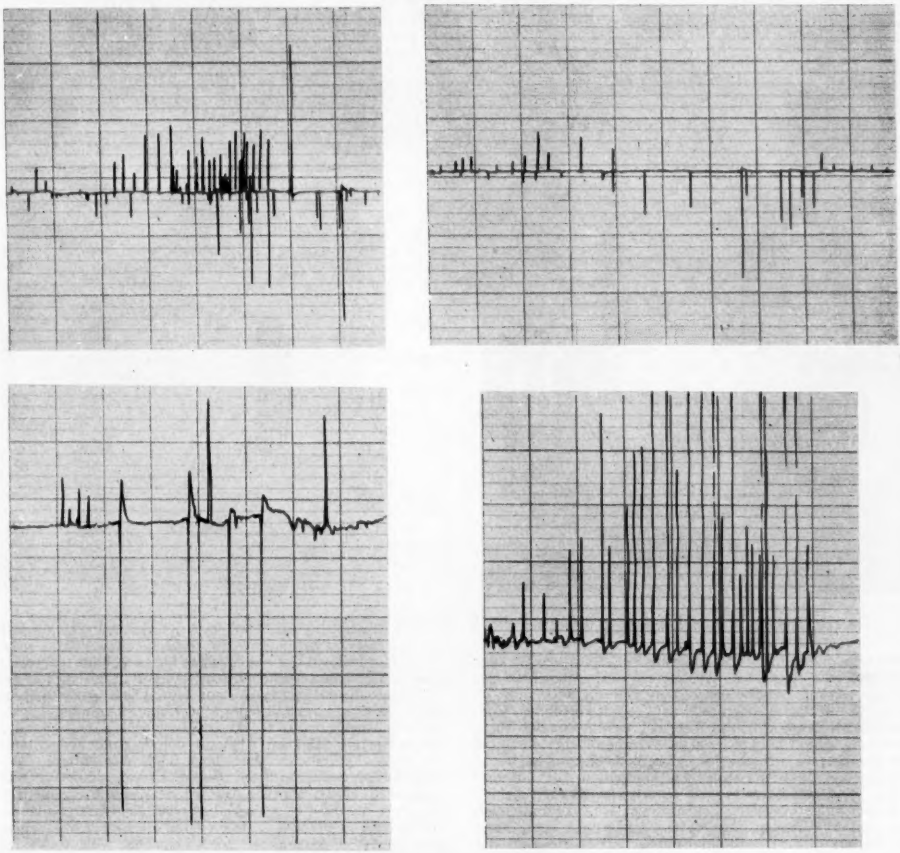

Fig. 1. Beispiele „einfacher" (oben) und „doppelter" (unten) Feldsprünge.

vorschub beträgt hierbei normalerweise 120 mm pro Stunde, die aperiodische Einstellung erfolgt — als Exponentialfunktion aufgefaßt — mit etwa 0,3 Sekunden Halbwertszeit.)

Die Gesamtbearbeitung des mehrjährigen Registriermaterials war noch nicht möglich. Im Zusammenhange mit Böen und Gewittern haben sich jedoch einige charakteristische Besonderheiten ergeben, über die schon jetzt kurz berichtet werden kann.

1. Neben einer praktisch immer vorhandenen größeren oder geringeren Unruhe des Feldes treten plötzliche aperiodisch-sprunghafte Feldstärkeänderungen („Feldsprünge") nur bei böiger oder gewittriger Wetterlage auf. Die Größe der Sprünge nimmt entsprechend dem Befund von C. T. R. Wilson[3]) mit der Entfernung der verantwortlichen Entladungsherde rasch ab[4]); ihre Zahl ist, wenigstens bei Tage, sehr häufig wesentlich größer als die der beobachteten Blitze oder Donner; bei Nacht ist nach den bisherigen Beobachtung die Zahl der sichtbar werdenden Lichterscheinungen mindestens ebenso groß — mitunter auch größer — als die der aufgezeichneten Feldsprünge. Da man annehmen muß, daß alle Feldsprünge entladungsbedingt sind, kann man hieraus folgern, daß im Cumulonimbus die Zahl der elektrischen Entladungen sehr viel größer sein kann als die der Blitze. Dies wird auch dadurch bestätigt, daß öfters Cumulonimben die Station passiert haben, die nach der Beobachtungspraxis nicht als Gewitter anzusprechen waren (infolge Fehlens von mindestens einem Donnergeräusch), obwohl häufige Feldsprünge zur Aufzeichnung kamen, Somit kommen in derartigen Variogrammen auch die im Gewittervorstadium sicher anzunehmenden, bisher aber kaum beobachteten schwächeren Entladungsvorgänge innerhalb der Quellwolken bereits zur Auswirkung — eine für das weitere Studium der Gewitterbildung nicht unwesentliche Feststellung.

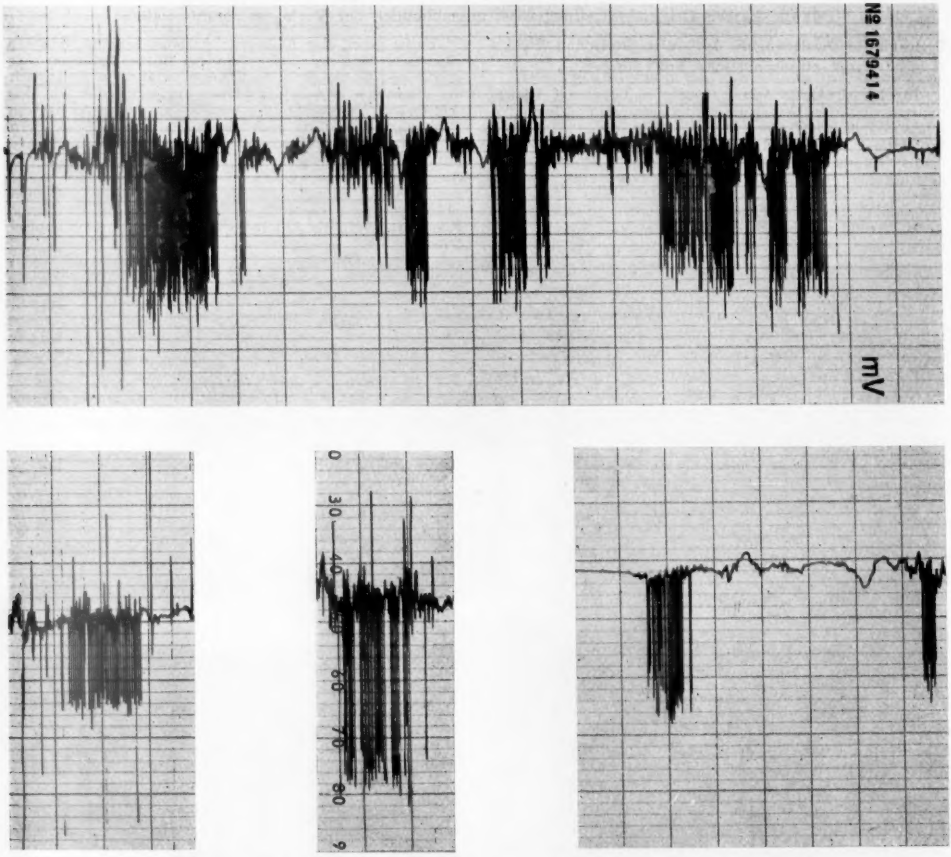

Fig. 2 Beispiele „rhythmisch" wiederkehrender Feldsprünge.

2. Die Formen der Feldsprünge lassen bei der bisher verwandten geringen zeitlichen Auflösung deutlich zwei Typen erkennen: Entweder folgt dem plötzlichen Ausschlag ein durch die Größe des Ableitungswiderstandes und der Kapazität gegebenes rasches Rückwandern zur Nullage, oder dem ersten Sprung folgt im Abstand von Sekundenbruchteilen ein ebenso plötzlicher Ausschlag nach der anderen Vorzeichenseite, der dann meist wesentlich langsamer zur Nullage zurückkehrt, als dies den Apparatkonstanten nach zu erwarten ist. In Fig. 1 sind oben zwei Registrierstücke mit vorwiegend „einfachen", unten zwei solche mit vorwiegend „doppelten" Feldsprüngen wiedergegeben. Die Zeit läuft von links nach rechts (Abstand zweier senkrechter Striche 5 Minuten); die Empfindlichkeit beträgt bei den beiden

oberen Registrierungen 21 Volt/m, bei den beiden unteren 17 Volt/m Feldstärkeänderung pro Skalteneil. Ausschläge nach oben sind durch Vergrößerung (Verkleinerung) positiver (negativer) Feldstärke an der Wilson-Platte hervorgerufen und umgekehrt. Es handelt sich bei den 4 Beispielen um Ferngewitter (Zeitdifferenz zwischen Blitz und Donner größer als 10 Sekunden).

Eine sichere Erklärung der beiden unterschiedlichen Typen von Feldsprüngen kann noch nicht gegeben werden. Eine allerdings noch zu prüfende Möglichkeit wäre die, die „einfachen" Feldsprünge mit Entladungen innerhalb der Wolken, die „doppelten" mit Entladungen zur Erde in Verbindung zu bringen. Bei einem solchen Versuch wäre — bei den Erdblitzen — die von M. Toepler[5]) gebildete Anschauung der Feldzusammendrängung am vorstoßenden Blitzkopf mit nachfolgendem Feldzusammenbruch beim Einschlag — wie man sie übrigens auch in den Feldanalysen bei Blitzen von H. Heinze und M. Wichmann (l. c.[2]) erkennen kann — mit einem doppelten Feldsprung im Einklang.

3. Eine sehr eigenartige Erscheinung ist in Fig. 2 in einigen Beispielen wiedergegeben. Sowohl bei Gewitter wie auch (seltener) bei Böen ohne beobachtbare Entladungserscheinungen (Beispiel in Fig. 2 rechts unten) treten zeitweise minutenlang Serien von Feldprüngen in regelmäßigen Abständen auf. Die Ausschläge gehen in allen bisher beobachteten Fällen nur nach der negativen Seite und erfolgen — von Fall zu Fall etwas variierend — einander in Abständen von etwa 8—12 Sekunden. Die Größe der zugehörigen Feldsprünge lag durchweg in der Größenordnung von 200 Volt/m; Donner war in keinem Fall hörbar. Ob Lichterscheinungen auftraten, konnte mangels Nachtbeobachtung nicht entschieden werden. Ebenso konnte bei der bisher verwandten geringen Auflösung die Struktur der Einzelsprünge noch nicht untersucht werden. Das Potentialgefälle (nach Benndorf-Registrierungen) war zu den fraglichen Zeiten stets sehr hoch (mehr als 1000 Volt/m) und sehr unruhig (Umschlagen von hohen positiven zu hohen negativen Werten und umgekehrt).

Irgendwelche Deutungsversuche erscheinen noch verfrüht. Man kann lediglich heuristisch sagen, daß es sich bei dieser überraschenden Erscheinung um irgendwelche bisher unbekannte Rhythmen, Pulsationen o. ä. in den Quellwolken handeln muß, für die durch Beobachtung oder Theorie eine Erklärung gesucht werden muß.

Potsdam, Meteorologisches Observatorium des Reichsamtes für Wetterdienst, den 1. Dezember 1941.

H. Israël.

[1]) H. Israël, Gerlands Beitr. Geophys. **55**, 314 (1939).
[2]) C. T. R. Wilson, Proc. roy. Soc. (A) **92**, 555 (1916) — Phil. Trans. roy. Soc. (A) **221**, 73 (1920). — H. Norinder, Electr. World **83**, 223 (1924). — E. v. Appleton, R. A. Watson Watt and J. F. Herd, Proc. roy. Soc. (A) **111**, 615 (1926). — A. Matthias, Elektrizitätswirtsch. Nr **413**, 297 (1926); Nr **424**, 2 (1927). — H. Heinze, Ann. Hydrograph., **64**, 129 (1936). — B. F. J. Schonland, D. B. Hodges, and H. Collens, Proc. roy. Soc. (A) **166**, 56 (1938). — H. Wichmann, Arch. dtsch. Seewarte u. Marineobservat. **58**, Nr 10 (1938) — Gerlands Beitr. Geophys. **58**, 95 (1941) u. a.
[3]) C. T. R. Wilson, l. c. (Phil. Trans.)
[4]) Als „Grenzentfernung" der Anlage, bei der (bei einer Empfindlichkeit von 3 Volt/m Änderung pro Millimeter Ausschlag) gerade noch ein Ansprechen auf Blitzentladungen erfolgte, wurden etwa 150 km gefunden; die Entfernung, bei der sich die Feldsprünge klar aus der sonstigen Unruhe heraushoben, betrug etwa 30—40 km.
[5]) M. Toepler, Mitteilung der Hermsdorf-Schomburg Isolatoren G. m. b. H. **1926**, H. 25.

Die Trennung von Zuckern, Aminozuckern und Aminosäuren. Anwendung auf die Blutgruppensubstanz.

Nachdem die Anreicherung der Blutgruppensubstanz A weitgehend gelungen war[1]), haben wir uns bemüht, die Produkte der Hydrolyse festzustellen. Es zeigte sich, daß die bisherigen Verfahren, Hexosen, Glucosamin und Aminosäuren zu trennen, unzureichend waren. Ein Fortschritt wurde mit der unlöslichen Ligninsulfosäure[2]) erzielt, die sich als saurer Austauscher verwenden läßt. Denselben Dienst leisten die sauren Austauscher auf Kunstharzbasis, die von der I. G. Farbenindustrie als Wofatit K oder KS hergestellt werden[3]).

Aus dem Gemisch von Glucose und Glucosaminhydrochlorid wird von einer Säule mit Wofatit K oder KS nur das Glucosamin festgehalten. Durch überschüssige Salzsäure wird es von der Säule eluiert. Die Trennung ist quantitativ.

Aminosäuren werden durchweg von sauren Austauschern (Wofatit K, KS und A) festgehalten. Vom basischen Austauscher Wofatit M werden nur die sauren Aminosäuren gebunden, so daß auf diesem Wege z. B. eine quantitative Trennung von Alanin und Asparaginsäure gelingt.

Zwecks Trennung des Glucosamins von basischen, sauren und neutralen Aminosäuren wird zunächst an einen sauren Austauscher gebunden. Von diesem werden die sauren und neutralen Aminosäuren mit verdünnter Pyridinlösung verdrängt. Glucosamin bleibt haften, zusammen mit basischen Aminosäuren. Beide können alsdann durch überschüssige Salzsäure (nebst viel Pyridinhydrochlorid, das chloroformlöslich ist) oder durch Ammoniak vom Austauscher abgelöst werden. Hierbei hat sich Wofatit KS besonders bewährt, das an Pyridin oder Ammoniak keine Bestandteile abgibt.

A-Substanz menschlicher Herkunft ergibt nach der zweiten Fraktionierung mit Bleiacetat[1]) und nachfolgender Hydrolyse mit Salzsäure 20—25 % Hexose, die ausschließlich oder fast ausschließlich aus d-Galactose besteht [identifiziert nach St. Moore und K. P. Link[4])], ferner etwa 30 % Acetylglucosamin und 25—30 % Aminosäuren. Unter diesen ist nat.(−)-Threonin kristallisiert erhalten worden. Der Rest dürfte von Aminosäuren gebildet sein, die dem Threonin nahestehen.

Mit der Isolierung des Threonins erklärt sich der früher festgestellte hohe Gehalt an C-Methyl im Blutgruppenstoff. Als das untersuchte Präparat durch Fraktionierung mit Methanol aus Glycollösung auf das Doppelte angereichert wurde, stieg der Gehalt an C-Methyl, während der Stickstoffgehalt von 6,0 auf 4,0 % sank.

Heidelberg, Chemisches Institut der Universität, 27. Dezember 1941.

Karl Freudenberg. Hans Walch. H. Molter.

[1]) K. Freudenberg, H. Molter u. H. Walch, Über die gruppenspez. Substanz A, 6. Mitt. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **1940**, 9. Abh.
[2]) Engl. Patent Nr. 519 848 (1940); weitere Literatur siehe E. Hägglund, Holzchemie, 2. Aufl. S. 153. 1939.
[3]) R. Griesbach, Angew. Chem. **52**, 216 (1939). — A. Richter, Angew. Chem. **52**, 679 (1939).
[4]) J. of biol. Chem. **133**, 293 (1940).

Die räumliche und Winkelverteilung der Teilchen in den Luftschauern der Höhenstrahlung.

Die Verteilung der Teilchen in den ausgedehnten Luftschauern einerseits über die Winkelablenkungen gegenüber der Schauerachse und andererseits über die räumliche Entfernung von derselben wurde zuerst von Euler und Wergeland[1]) berechnet. Unabhängig davon hat L. Landau[2]) wesentlich größere Werte für die räumliche und Winkelausdehnung der Schauer erhalten. Diese Diskrepanz beruht, wie wir zeigen können, nur zum Teil auf Rechenfehlern bei Landau, die ihm bei der numerischen Auswertung seiner Formeln unterlaufen sind. Der restliche Teil hat seine Ursache darin, daß der Einfluß gewisser den Rechnungen von E.-W. zugrunde gelegter Vernachlässigungen größer ist, als diese Verfasser annahmen. Es sind dies:

1. die Vernachlässigung der großen statistischen Schwankungen des Energieverlustes, den die Schauerelektronen längs ihres Weges infolge Bremsquantenemission erleiden,

[1]) H. Euler u. H. Wergeland, Astrophysica Norwegica **3**, 165 (1940); im folgenden als E.-W. zitiert.
[2]) L. Landau, J. of Physics **3**, 237 (1940).

2. die Vernachlässigung des Beitrages der früheren Generationen zur Ablenkung der Schauerteilchen letzter Generation,

3. die Annahme von Gaußfunktionen für die räumliche und Winkelverteilung der Teilchen gleicher Energie im Schauer.

In der folgenden Tabelle sind die von den verschiedenen Verfassern erhaltenen Zahlenwerte für die Wurzeln aus den mittleren Quadraten der Winkel- und räumlichen Ablenkungen der Schauerelektronen einer Energie E zusammengestellt (E in MeV, r in Strahlungseinheiten):

	$E\cdot\sqrt{\overline{\Theta^2}}$		$E\cdot\sqrt{\overline{r^2}}$	
	Gesamt	Anteil der letzten Generation	Gesamt	Anteil der letzten Generation
E.-W.	11,5		5,4	
Landau	30	—	50	—
Verf.	15,5	14,6	18,3	11,4

Die in der letzten Zeile der Tabelle angegebenen Zahlen wurden unabhängig von Landau nach einem mehr direkten Verfahren berechnet, das auch den Anteil der letzten Generation gesondert zu bestimmen gestattete. Bei richtiger Rechnung führt die Landausche Methode zu denselben bzw. sehr ähnlichen Zahlenwerten, je nachdem, welche Form der Bethe-Heitler-Formeln zugrunde gelegt wird. (Wir benutzen diese in einer etwas vereinfachten Form.)

Es ergab sich somit die Notwendigkeit, die Rechnungen von E.-W. nach einem genaueren Verfahren zu wiederholen[3]). Wir sind dabei ausgegangen von den in der erwähnten Arbeit von Landau angegebenen Integro-Differentialgleichungen:

$$\left.\begin{aligned}\frac{\partial f}{\partial l} &= -Af + Bg + \frac{K^2}{4E^2}\,\Delta_{\vec{\Theta}} f - \left(\vec{\Theta}, \Gamma_1\right) f,\\ \frac{\partial g}{\partial l} &= Cf - \frac{7}{9}\,g - \left(\vec{\Theta}, \Gamma_1\right) g.\end{aligned}\right\} \qquad (1)$$

Es sind dies die Landau-Rumerschen Integralgleichungen der Kaskadentheorie, ergänzt um Glieder, die die Rutherford-Streuung der Elektronen berücksichtigen. In (1) bedeutet:

l den zurückgelegten Weg in Strahlungseinheiten,

$\vec{\Theta}, \mathfrak{r}$ (zweidimensionale Vektoren) den Winkel- bzw. räumlichen Abstand von der Schauerachse. (Es wird angenommen, daß praktisch nur kleine Winkel auftreten, so daß zwischen Winkel und Sinus nicht unterschieden zu werden braucht. Die Anwendbarkeit der Ergebnisse beschränkt sich damit im wesentlichen auf Luftschauer,)

$f\left(E, \vec{\Theta}, \mathfrak{r}\right)$ bzw. $g\left(E, \vec{\Theta}, \mathfrak{r}\right)$ die Verteilungsfunktionen für die Elektronen bzw. Lichtquanten,

A, B, C Integraloperatoren, die auf E wirken,

E die Energie der Teilchen,

$K = 2 \cdot 10^7$ eV (vgl. E.-W.) die für die Rutherfordstreuung maßgebliche Konstante.

Landau selbst hat (1) nur dazu benutzt, um die mittleren Quadrate von Θ und r zu berechnen. Die vollständige Lösung des Problems würde darin bestehen, f und g als Funktionen von E, $\vec{\Theta}$ und $\mathfrak{r}$ zu bestimmen. Für den Vergleich mit der Erfahrung genügt es, die Verteilungsfunktionen $f\left(E, \vec{\Theta}\right)$ (unabhängig von $\mathfrak{r}$) und $f(E, \mathfrak{r})$ (unabhängig von $\vec{\Theta}$) auszurechnen. Zu diesem Ziel haben wir folgenden Weg eingeschlagen:

Zunächst wird $f\left(E, \vec{\Theta}, \mathfrak{r}\right)$ duch eine 4-fache Fourier-Transformation auf eine Funktion $\varphi\left(E, \vec{\zeta}, \vec{\varrho}\right)$ [und entsprechend $g\left(E, \vec{\Theta}, \mathfrak{r}\right)$ auf eine Funktion $\psi\left(E, \vec{\zeta}, \vec{\varrho}\right)$] zurückgeführt, wobei $\vec{\zeta} \sim -i\Gamma_{\vec{\Theta}}$ und $\vec{\varrho} \sim -i\Gamma_{\vec{\mathfrak{r}}}$ entspricht. Die aus (1) für φ und ψ folgenden Integro-Differentialgleichungen lassen sich durch Elimination von E vereinfachen, da φ und ψ von E im wesentlichen nur vermöge der Kombination

$$\vec{\zeta'} = \frac{K\vec{\zeta}}{2E} \quad \text{und} \quad \vec{\varrho'} = \frac{K\vec{\varrho}}{2E}$$

abhängen, abgesehen von einem Faktor E^{-2} (beim Maximum der Kaskade), den wir im folgenden abspalten. Für das Folgende genügt es ferner, φ und ψ in denjenigen Argumentbereichen zu kennen, in denen $\vec{\zeta'}$ und $\vec{\varrho'}$ gleiche Richtung haben. Wegen der Zylindersymmetrie des Problems kommt man daher mit zwei skalaren unabhängigen Variablen ζ' und ϱ' aus. Maßgeblich für die Winkelverteilung ist $\varphi(\zeta', \varrho' = 0)$ und für die räumliche Verteilung $\varphi(\zeta' = 0, \varrho')$.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse für die Winkelverteilung. Für diese folgt, indem man in den Integro-Differentialgleichungen $\varrho' = 0$ setzt und $\psi(\zeta')$ eliminiert für $\varphi(\zeta')$ eine reine Integralgleichung, die wir folgendermaßen zur schrittweisen Bestimmung von $\varphi(\zeta')$ benutzen: Zunächst liest man aus ihr ab, daß $\varphi(\zeta')$ stets positiv ist und monoton gegen 0 abfällt, und zwar bei großen ζ' asymptotisch wie ζ'^{-3}. Ferner liefert die Integralgleichung die Koeffizienten der Reihenentwicklung von φ nach Potenzen von ζ', womit die Funktion bereits in einem Anfangsbereich bekannt ist. Schließlich benutzen wir die Integralgleichung folgendermaßen zur Ausbildung eines numerischen *Konstruktionsverfahrens* zur Berechnung der Funktion $\varphi(\zeta')$: Wir teilen die Koordinate in Intervalle einer passenden Größe ε ein; es sei φ_n der Funktionswert beim Argument $\zeta' = n \cdot \varepsilon$ ($n = 0, 1, 2, \ldots$). Sodann schreiben wir in der Integralgleichung die Integrale in Summen um. Aus einer Reihe bereits bekannter Funktionswerte $\varphi_0, \varphi_1, \ldots \varphi_n$ läßt sich dann der nächstfolgende φ_{n+1} bestimmen. Das Verfahren läßt sich sehr genau ausbilden und gestattet, trotz der komplizierten Form der Integralgleichung, die Funktion bequem bis zu beliebig großen Argumentwerten zu berechnen. Das Ergebnis dieser Rechnung läßt sich mit einer Genauigkeit von etwa 1 % darstellen durch die Interpolationsformel:

$$\varphi(\zeta') = \frac{a}{\left(1 + \alpha^2 \zeta'^2\right)^{3/2}} - \frac{a-1}{\left(1 + \beta^2 \zeta'^2\right)^{5/2}} \qquad (2)$$

mit $a = 3{,}473$; $\alpha = 1{,}05$; $\beta = 0{,}912$. Daraus folgt durch Fourier-Transformation (die hier auf eine Transformation mit der Besselfunktion J_0 hinausläuft) für die Winkelverteilung der Elektronen gleicher Energie:

$$f(E, \Theta) = \frac{2}{\pi K^2}\left[\frac{a}{\alpha^2} e^{-\frac{2E\Theta}{\alpha K}} - \frac{a-1}{3\beta^2}\left(1 + \frac{2E\Theta}{\beta K}\right) e^{-\frac{2E\Theta}{\beta K}}\right] \qquad (3)$$

mit denselben Konstanten wie (2).

Komplizierter liegen die Verhältnisse im Fall der räumlichen Verteilung. Auch für diesen Fall läßt sich ein Konstruktionsverfahren entwickeln, es kann jedoch nicht von vornherein $\zeta' = 0$ gesetzt werden, da die Funktionswerte bei $\zeta' = 0$ mit vom Verlauf der Funktion $\varphi(\zeta', \varrho')$ bei $\zeta' \neq 0$ abhängen. Es mußte daher zunächst der Funktionsverlauf in einem geeigneten Anfangsbereich der ζ', ϱ'-Ebene ermittelt werden. Dies gelang durch zwei Reihenentwicklungen, und zwar erstens die Potenzreihenentwicklung nach Potenzen von ζ' und ϱ', und zweitens durch eine Reihenentwicklung der Form

$$\varphi(\zeta', \varrho') = \varphi_0(\zeta') + \frac{\varrho'}{\zeta'}\varphi_1(\zeta') + \left(\frac{\varrho'}{\zeta'}\right)^2 \varphi_2(\zeta') + \cdots$$

Dabei ist φ_0 die bereits bekannte, für die Winkelverteilung maßgebliche Funktion; φ_1 und φ_2 wurden nach einem ähnlichen Verfahren wie φ_0 ermittelt. Damit war die Funktion in einem Streifen in der Umgebung von $\varrho' = 0$ bekannt, und ihr weiterer Verlauf in der ζ', ϱ'-Ebene konnte mit Hilfe des Konstruktionsverfahrens berechnet werden. Das Ergebnis bei $\zeta' = 0$ läßt sich (mit einer Genauigkeit von etwa 3 %) darstellen durch die Interpolationsformel

$$\varphi(\varrho') = \frac{a}{\left(1 + \alpha^2 \varrho'^2\right)^{5/6}} - \frac{a-1}{\left(1 + \beta^2 \varrho'^2\right)^{11/6}} \qquad (4)$$

[3]) Ein ausführlicher Bericht hierüber wird demnächst in der Z. Physik erscheinen.

mit $a = 2{,}8$, $a^2 = 1{,}36$ und $\beta^2 = 0{,}71$. Daraus folgt für die räumliche Verteilungsfunktion der Elektronen mit der Energie E:

$$f(E, r) = \frac{2}{\pi K^2}\left[\frac{a}{\alpha^2} Q_{-1/6}\left(\frac{2Er}{\alpha K}\right) - \frac{a-1}{\beta^2} Q_{5/6}\left(\frac{2Er}{\beta K}\right)\right] \qquad (5)$$

mit der Abkürzung

$$Q_p(x) = \frac{\frac{\pi}{2}\cdot\left(\frac{x}{2}\right)^p}{\Gamma(p+1)} \cdot i^{p+1} H_p(ix), \qquad (5a)$$

wobei die H_p Hankelsche Funktionen (erster Art) bedeuten.

Die Funktionen $f(E, \Theta)$ und $f(E, r)$ sind von Gaußfunktionen sehr verschieden, besonders die letztere, die eine Singularität wie $r^{-1/2}$ hat. — Um die endgültigen Verteilungsfunktionen $N(\Theta)$ und $N(r)$ für die Winkel- und die räumliche Verteilung der Elektronen unabhängig von der Energie zu erhalten, muß noch über E integriert werden. Dabei erfordern die Elektronen mit einer Energie $E < E_j$ (= Grenzenergie, unterhalb deren die kaskadenbildenden Prozesse aussetzen) eine Sonderbehandlung. Wir legen die Arleysche Näherung zugrunde. Um nun $f(E, r)$ für $E < E_j$ zu bestimmen, muß streng genommen für $E = E_j$ die vollständige Verteilungsfunktion $f(E_j, \vec{\Theta}, \mathfrak{r})$ bekannt sein. Wir haben für diese einen Näherungsansatz gemacht, der so eingerichtet wurde, daß die richtigen Werte für $\overline{r^2}$, $\overline{\Theta^2}$ und $\overline{(\vec{\Theta}, \mathfrak{r})}$ herauskommen, und zwar wurde angenommen, daß die an einer Stelle $\mathfrak{r}$ einfallenden Elektronen eine Winkelverteilung in Form einer Gaußfunktion mit von $\mathfrak{r}$ unabhängiger Breite und zu $\mathfrak{r}$ proportionalem Schwerpunkt haben. Dabei wurde außerdem die räumliche Verteilung nach (5) durch eine Superposition von vier Gaußfunktionen angenähert. $f(E, r)$ für $E < E_j$ stellt sich dann ebenfalls als Superposition von vier Gaußfunktionen mit entsprechend größerer Breite dar. — Schließlich kommt zu den Verteilungsfunktionen noch der Beitrag der Einfachstreuung) hinzu, der darauf beruht, daß gelegentlich bei einer einzigen Ablenkung ein großer Streuwinkel auftreten kann. Der Beitrag der Einfachstreuung zu $N(r)$ hat die Form $0{,}1 \cdot r^{-4}$; er wird bei großen r merklich und überwiegt bei sehr großen $r (\sim > 8$ in Strahlungseinheiten).

Diskussion der Ergebnisse und Vergleich mit dem Experiment: Für den Vergleich mit dem Experiment interessiert vor allem die räumliche Verteilung der Elektronen. In Übereinstimmung mit E.-W. ergibt sich auch nach unserer Rechnung, daß $N(r)$ eine Singularität wie r^{-1} besitzt[5]). Für größere Werte des Arguments (etwa $r > 2$) läßt sich $r \cdot N(r)$ gut durch eine Exponentialfunktion darstellen, jedoch mit einer um einen Faktor 3 größeren Halbwertsbreite, als sie von E.-W. erhalten wurde. Bei Argumentwerten unterhalb $r = 2$ steigt $r \cdot N(r)$ mit abnehmendem r wesentlich steiler an als eine Exponentialfunktion und erreicht schließlich bei $r = 0$ mit unendlicher Tangente einen etwa 8 mal so großen Wert, als er der Fortsetzung der Exponentialfunktion entsprechen würde.

Die bei E.-W. durchgeführte Berechnung der Koinzidenzhäufigkeit bei Zählrohrpaaren läßt sich für die größeren Zählrohrabstände auf unseren Fall übertragen, wobei nur der Längenmaßstab für die Zählrohrabstände um einen Faktor 3 zu erhöhen ist. Es ergibt sich damit bei den größeren Zählrohrabständen eine wesentlich bessere Übereinstimmung mit dem Experiment als bei E.-W. Damit entfällt auch die bei E.-W. gezogene Folgerung, daß die Koinzidenzen bei großen Zählrohrabständen überwiegend den Mesonen zuzuschreiben sind[6]). — Bei kleinen Zählrohrabständen bleibt die bei E.-W. erzielte gute Übereinstimmung mit dem Experiment erhalten wegen des nach unserer Rechnung steileren Verlaufs von $r \cdot N(r)$ bei kleinen r. Diese größere Dichte bei kleinen r scheint auch durch kürzlich veröffentlichte Experimente von H. Geiger und W. Stubbe[7]) mit 5- und 6-fach-Koinzidenzen bestätigt zu werden, bei denen eine erhöhte Koinzidenzhäufigkeit bei kleinen Zählrohrabständen gefunden wurde.

Ich danke Herrn Professor Heisenberg herzlich für sein großes Interesse, mit dem er die Entstehung dieser Arbeit verfolgt hat, und für die vielen Ratschläge und Anregungen, durch die er an ihrer Durchführung wesentlich beteiligt ist.

Berlin, den 2. Januar 1942. G. Molière.

[4]) Vgl. E. J. Williams, Proc. Roy. Soc. Lond. A **168**.

[5]) H. A. Bethe hat vor einiger Zeit in einer Notiz in den Physic. Rev. [**59**, 684 (1941)] angegeben, die Dichte $N(r)$ verhalte sich bei kleinen r wie $r^{-4/3}$. Dieses Ergebnis erhält man, wie wir zeigen können, wenn man nur die dritte der eingangs genannten Vernachlässigungen bei E.-W. fallen läßt und statt dessen jeweils die Elektronen gleicher Energie und gleicher zurückgelegter Wegstrecke nach einer Gaußfunktion verteilt annimmt und im übrigen genau so rechnet wie E.-W. In Übereinstimmung mit uns weist Bethe allerdings auch darauf hin, daß der Einfluß der früheren Generationen mit berücksichtigt werden müsse. — Für die Breite des Schauers erhält er genau wie wir einen um einen Faktor 3 größeren Wert als E.-W.

[6]) Dies folgt auch bereits aus Experimenten von Hilberry und Auger erwähnt in der zitierten Notiz von H. A Bethe), aus denen hervorgeht, daß die Strahlung in den Ausläufern eines großen Schauers viel weicher ist als im Kern desselben.

[7]) H. Geiger u. W. Stubbe, Abh. preuß. Akad. Wiss. Jahrg. **1941**, Nr 10.

Formel und systematische Stellung von Ekdemit und Heliophyllit.

Sillén und Melander haben in einer interessanten soeben erschienenen Arbeit[1]) das Ekdemitproblem fallen lassen, da es ihnen nicht möglich war, zu einer befriedigenden chemischen Formel zu gelangen. Die genannten Autoren haben anscheinend auch gänzlich übersehen, daß *Ekdemit* (mit $a_0 = b_0 = 10{,}8$ Å, $c_0 = 25{,}6$ Å) ziemlich genau doppelt so große Gitterkonstanten wie *Nadorit* ($PbSbO_2Cl$, mit $a_0 = 5{,}59$ Å, $b_0 = 5{,}43$ Å, $c_0 = 12{,}20$ Å) besitzt. Mit Hilfe der von Sillén und Melander bestimmten Gitterkonstanten, der von Nordenskiöld (1877) und Flink (1891) mitgeteilten Analysen und Dichten sowie der vom Verf. angegebenen Gleichung[2]) $X = \frac{V \cdot D \cdot N \cdot S}{\Sigma}$ berechnet sich der Zellinhalt auf 48 Pb, 16 ($As^{3+} + Sb^{3+}$), ~ 28 Cl, ~ 56 O. Demgegenüber enthält die 8-fach primitive Zelle von Nadorit 32 Pb, 32 Sb — also ebenso wie Ekdemit 64 ($Pb + Sb^{3+} + As^{3+}$) —, 32 Cl und 64 O. Es muß derart sein, daß im Ekdemit ein dem Nadorit analoges Metallatomgitter und ein analoges, jedoch lückenhaftes O-Cl-Gitter vorliegt. Die Einreihung in die Systematik hat, unter Zugrundelegung der Gitterkonstanten von Sillén und Melander, in die letzte Gruppe der Oxyhalogenide[3]) folgendermaßen zu erfolgen:

Nadorit	$PbSbO_2Cl$	Rhombisch-bipyramidal, pseudotetragonal: $a_0 = 5{,}59$, $b_0 = 5{,}43$, $c_0 = 12{,}20$ $Z = 4$
Synthetisch	$PbSbO_2Cl$	Tetragonal: $a_0 = 3{,}89 = 1/\sqrt{2} \cdot 5{,}49$, $c_0 = 12{,}26$ $Z = 2$
Heliophyllit	$Pb_3AsO_{<4}Cl_{<2}$	Rhombisch-bipyramidal, pseudotetragonal: $a_0 = b_0 = 10{,}8$, $c_0 = 25{,}6$ $Z = 16$
Ekdemit	$Pb_3AsO_{<4}Cl_{<2}$	Tetragonal; Gitterkonstanten wohl ähnlich Heliophyllit.

In der Nadorit-Phase sind nach Sillén und Melander Pb und Sb auf 2 Punktlagen statistisch verteilt, in der tetragonalen Phase jedoch getrennt. Wenn es im Heliophyllit und Ekdemit entsprechend ist, so erklärt sich damit zwanglos die relativ höhere Doppelbrechung von Ekdemit. Bei der von Sillén und Melander untersuchten Verbindung handelt es sich übrigens um Heliophyllit, nicht um Ekdemit.

Berlin, Mineralogisch-Petrographisches Institut der Universität, den 7. Januar 1942. H. Strunz.

[1]) Sillén u. Melander, Z. Krist. 103, 420 (1941).

[2]) H. Strunz, Z. Krist. 95, 1 (1936). Siehe auch diese Z. **1942**, 65.

[3]) H. Strunz, Mineralogische Tabellen. Leipzig: Akadem. Verlagsges. 1941.

Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin.

Am 8. Juni 1940 sprach Herr R. SCHWARZGRUBER, Wien, über den **„Garhwal-Himalaja"**, und zwar auf Grund einer (1938 durchgeführten) Kundfahrt des Deutschen Alpenvereins in die Berge der westlichen Gangesquellen. Dieses prachtvolle Bergland war bisher fast unbekannt geblieben, da sich die bergsteigerische Erschließung des Himalaja zu sehr auf die alten Paßgebiete Everest-Kantsch und Nanga Parbat konzentriert und dabei etwas festgerannt hatte.

Die Expedition wurde von dem Vortr. in Gemeinschaft mit fünf anderen deutschen Bergsteigern durchgeführt. Eine große Trägerkarawane beförderte das Gepäck. Das eigentliche Lasttier ist ja hier der Mensch, der Kuli, der übrigens die Lasten nicht an Schulterriemen, sondern an einem breiten Stirnband trägt. Der Lohn ist sehr gering. Das Trägerwesen ist neuerdings gut organisiert, jeder Träger hat sein Trägerbuch.

Nach Durchquerung des dem Hochgebirge vorgelagerten Berglandes stieg man zunächst im Tal eines Quellflusses des Ganges, des Bhagirathi, dann weglos in die Hochregionen hinauf. Das Vorgebirge ist merkwürdig kahl. Die hier ursprünglich vorhanden gewesenen Zedernbestände sind zur Gewinnung von Eisenbahnschwellen abgeholzt worden, wodurch eine Art Verkarstung eingetreten ist. Die Bewohner sind arische Bergbauern, die in Steinhäusern leben, Weizen und Reis anbauen und dabei in den tieferen Tallandschaften bis zu 3 Ernten im Jahr erzielen. Am Fluß wurden 3 eiszeitlich bedingte Terrassensysteme gefunden; ihre Festlegung ist dadurch erschwert, daß die einzelnen Terrassen von den Bauern zu Anbauzwecken weiter terrassiert worden sind. In den höheren Regionen trifft man auf große Herden von Ziegen und Schafen. Die Siedlungen hier sind nur Sommersiedlungen, die im Herbst geräumt werden.

Landschaftlich charakteristisch waren beim Anmarsch großartige, außerordentlich lange Klammen, durch die man manchmal tagelang hindurch wanderte. Bei 3900 m wurde dann die Glaziallandschaft erreicht. Das Hauptarbeitsgebiet der Expedition, das mit großem Erfolg bergsteigerisch erschlossen wurde, war die Gangotri-Gruppe, die an Größe etwa den Ötztaler und Stubaier Alpen zusammengenommen entspricht; im Norden liegt die Wasserscheide zwischen Ganges und Satletsch, also eine Hauptwasserscheide. Das Gebiet birgt die mächtigsten Gletscher des mittleren Himalaja, an der Spitze den 30 km langen Ursprungsgletscher des Ganges. Der vorherrschende Gletschertyp dieser Gegend ist der Firn*beckengletscher*, eine Form, die wahrscheinlich auf starke nacheiszeitliche Hebung zurückzuführen ist. Einen anderen charakteristischen Typ stellen die Lawinengletscher dar, kurze, aber sehr mächtige Gletscher, die nur von Lawinen gespeist werden; ob in diesen Gletschern Bewegung stattfindet, ist noch nicht geklärt. Den eigentlich schwachen landschaftlichen Eindruck fast aller hier beobachteten Gletscher bewirkt eine ungewöhnlich starke Schuttdecke, die in vielen Fällen den ganzen Gletscher überzieht und nur an den Spalten das Eis sichtbar werden läßt. — Die Berggipfel sind meist von einer Eisschicht bedeckt, deren Entstehung noch nicht sicher erklärt ist. Vielleicht sind es Schneemassen, die geschmolzen und dann sozusagen augenblicklich wieder gefroren sind; wahrscheinlicher aber handelt es sich um eine Art Rauhreiferscheinung, denn dieses Eis ist viel weicher, als es Wassereis sein müßte.

Der Vortr. schloß seine durch ungewöhnlich schöne Bilder veranschaulichten Ausführungen mit einem kurzen Blick auf Indien, das auf der Rückreise besucht wurde.

Über **Grundfragen der Oberflächengestaltung Südnorwegens** sprach am 24. Juni 1940 Herr W. EVERS, Hannover. Die von ihm vorgetragenen Auffassungen fußen auf den Beobachtungen mehrerer Reisen: vorläufige Unternehmungen in den Jahren 1932, 1933 und 1934, denen 1937 und 1938 planvoll — auf Gewinnung eines Ostwest- und eines Südnordprofils — angelegte, jedesmal etwa 3 Monate währende Reisen folgten. Eine solche eingehende Bereisung war notwendig, da die Kartierung des größten Teils von Südnorwegen alt und morphologisch nicht verwertbar ist.

Der Vortr. gab einleitend einen kurzen Abriß der Geologie des Gebietes und stellte fest, daß nicht die geologisch-strukturellen Elemente bestimmend für die Orographie und Morphologie sind. Norwegen ist eine Denudationslandschaft größten Ausmaßes, für deren Ausbildung allerdings die Art der Gesteine, also doch ein geologischer Faktor, von Bedeutung ist. Die Landschaft zeigt 3 Elemente: 1. eine große Fläche, 2. scharf und sehr tief eingeschnittene Täler und 3. aufgesetzte alpine Gruppen. Typisch für die Oberflächengestaltung des Landes ist ein Stockwerkbau (Rumpftreppen), bei dem die durch Stufen gegeneinander abgesetzten Treppenflächen einen Höhenabstand von durchschnittlich 200 m aufweisen. Der Vortr. versuchte in diesen Rumpftreppenbau auch die sog. Strandflächen einschließlich der „Bank"-Flächen einzubeziehen, die nicht — wie NANSEN gemeint hatte — durch das Meer oder einen Eisfuß gebildet worden seien, sondern durch die normalen Kräfte der Abtragung.

Zu Beginn der Sitzungsperiode 1940/41 sprach am 26. Oktober 1940 Herr KARL C. VON LOESCH, Berlin, über **„Frankreichs Ostmarken"**. Nach einem einleitenden Hinweis auf den historischen Charakter des Begriffes „Mark" untersuchte er die Abgrenzung dieses deutsch-französischen Grenzraumes. Klar sind die Grenzen im Norden (das Meer) und gegen Osten (etwa die Maginot-Linie) festzulegen, schwieriger gegen Westen. Die germanisch-romanische Volks- und Sprachgrenze kann dazu nicht benutzt werden; sie liegt nicht fest und hat auch seit dem Vertrage von Verdun 843 bis heute niemals die staatliche Grenze gebildet. Gerade das Staatliche aber muß man zum Anhalt nehmen, um in dieser Frage weiterzukommen. Es zeigt sich, daß die ehemalige Reichsgrenze von entscheidender Bedeutung gewesen ist. Diese Grenze blieb 600 Jahre lang zum mindesten zwischen der Nordsee und dem Rhoneknie fast unverändert, obwohl die Macht des Reiches geringer wurde. Seit 1552 beginnt ein Überwiegen der französischen Macht, besonders klar in den hundert Jahren, die auf den Abschluß des Westfälischen Friedens folgten und ein gewaltiges Vordringen Frankreichs in territorialer und geistiger Hinsicht zeitigten. Dann aber setzt eine rückläufige Bewegung ein, die französische Volkskraft nimmt ab. Nur NAPOLEON hat noch einmal die ganze Kraft Frankreichs zusammengefaßt und eine gewaltige Ostmark vorgetrieben. 1812 kommt die Wende und damit eine Periode von 130 Jahren des französischen Niedergangs.

Wenn die alte Grenze 600 Jahre gehalten hat, muß sie irgendwie in der Natur begründet sein. In der Tat stimmt sie mit der natürlichen Grenze überein, die die Wissenschaft — und gerade die französische — zwischen Mittel- und Westeuropa gezogen hat. Die 3 Becken der Seine, Loire und Garonne und das zentrale Mittelgebirge im Südosten: das ist Frankreich!

In dem somit abgegrenzten Raum der französischen Ostmarken vom Kanal bis Burgund, der in sich nach

Landschaft und Volkstum stark gegliedert ist, leben 5,6 Millionen Volksfranzosen und 2,6 Millionen andere. Unter den letzteren überwiegen die Deutschen mit 1,5 Millionen im geschlossenen Volksboden, wozu noch rund 200000 Verstreute kommen. Andere größere Gruppen sind: 179000 Italiener, die fast durchweg im Süden sitzen, 350000 Slawen, meist Polen (größtenteils im nordfranzösischen Kohlengebiet) und bemerkenswerterweise 22000 Farbige (meist in Lothringen). Insgesamt stellen die Volksfranzosen und Juden zusammen nur 68% der Bevölkerung. Diese Zahlen zeigen deutlich den Rückgang der Kräfte des Franzosentums, die Entleerung weiter Landstriche von französischen Menschen und die starke Einwanderung von Nichtfranzosen, ohne die die französische Industrie überhaupt nicht mehr zu betreiben ist. Der Vortr. sieht für die nächsten 2—3 Jahrzehnte ein ungeheuerliches Ansteigen dieser Einwanderung voraus.

Jedenfalls kann kein Zweifel darüber bestehen, daß gegenüber dieser Ostmarkengrenze die so viel stärkere Volkskraft des Reiches irgendwie einen Ausdruck finden muß.

Zeitnah war auch das Thema, das Herr F. Metz, Freiburg i. B., am 16. November 1940 behandelte: **Das Elsaß und der Oberrhein.** Das Elsaß ist ein Teil des Oberrheinlandes, eines Grabenbruches mit gleichartigen Gesteinen und Berggestalten auf beiden Seiten. Die zonenförmig angeordneten Landschaftstypen benennen die Einheimischen nach der Vegetation: „Land" ist das offene Siedlungsland; es ist auf der linken Seite des Stromes stärker entwickelt als auf der rechten und bedeutet für den Elsässser die eigentliche Heimat. „Wald" ist demgegenüber das Gebirge.

Die Besiedlung des Elsaß durch Alemannen und Franken gab der Kulturlandschaft das deutsche Gepräge. Die Zahl der nichtdeutschen Ortsnamen ist verschwindend gering, geringer als auf der rechten Seite. Die französische Theorie der gallo-romanischen Herkunft der elsässischen Bevölkerung ist nicht haltbar. Die Namen mit -weiler z. B. gehen nicht auf das römische villa zurück, und gewisse Stadtgrundrisse, die man aus römischen Kastellen ableiten wollte, bedeuten nichts anderes als Straßenkreuzungen.

Das Elsaß ist ein Straßenland, ein Kriegsland und ein Zwischenland. Das Schwergewicht der Straßen hat immer auf der linksrheinischen Seite gelegen, die außerdem auch über eine wichtige Schiffahrtsstraße, die Ill, verfügt. Diese Verkehrslage hat die Entstehung von *Städten* begünstigt. Dazu kam der Einfluß von Spezialkulturen, insbesondere des Weinbaues, der sich im Wind- und Regenschatten der Vogesen und unter der Wirkung des Vogesenföhns stark entwickeln konnte. Die Weinorte wurden wohlhabend und nahmen vielfach stadtähnlichen Charakter an. Es entstand ein Bauernland mit Bürgerrechten, aus dem dann wiederum größere Städte herauswuchsen; Colmar war die größte weinbautreibende Gemeinde des Reiches. Eine weitere Ursache des Städtereichtums war die territoriale Zersplitterung. Hatten einst Königspfalzen und Abteien Anlaß zur Stadtbildung gegeben, so gründeten nun die Bischöfe und die Territorialfürsten Städte, die sich gegenseitig das Wasser abgruben.

Eine besondere Entwicklung, die für die ganze Landschaft des Oberelsaß bestimmend wurde, hat Mühlhausen genommen, das ursprünglich auch eine Stadt des Reiches war, später aber für Jahrhunderte zur Eidgenossenschaft, dann zu Frankreich kam. Wirtschaftlich lange dem französischen Markt zugewendet, erhielt die Stadt ein ganz anderes Gepräge als die übrigen elsässischen Städte. Sie wurde zur Industriestadt — eine Entwicklung, die durch die Erschließung reicher Kalischätze in der Umgebung noch verstärkt wurde —, und diese Mühlhauser Industrie wanderte nun aus in alle Täler der Vogesen sowie westwärts hinüber über den Vogesenkamm nach Lothringen hinein.

Kennzeichnend für den Zwischenlandcharakter des Elsaß ist die Entwicklung von Belfort. Einst eine österreichische Festung *gegen* das Elsaß, machte die Stadt nach dem Westfälischen Frieden eine Frontumkehr durch und ist heute der wirtschaftliche Mittelpunkt der Burgundischen Pforte.

Dieses für die Grenzländer typische Schicksal der Frontumkehr hat das Elsaß immer wieder erleben müssen. In der französischen Zeit vor 1871 war es in die Front gegen Deutschland eingegliedert. Festungen mit der Front gegen Osten entstanden. Durch die große Zitadelle am Rhein wurde Straßburg dem Reiche entfremdet; die Straßen, der Bahnhof, alles wurde so angelegt, daß der Verkehr vom Rhein weg nach Westen abgelenkt werden sollte. Nach 1871 hat das Elsaß und damit auch Straßburg einen gewaltigen Aufschwung genommen. Es ist charakteristisch: Immer, wenn das Elsaß zum Reich und zum rheinischen Deutschland gehört, setzt eine Steigerung des wirtschaftlichen und kulturellen Lebens ein; in dem Augenblick dagegen, wo das Elsaß zur Frontumkehr und in unorganische Lebenszusammenhänge gezwungen wird, tritt ein Rückschlag ein. Das Elsaß ist eben in seinen tiefsten Tiefen deutsch, und wenn vieles anders ist als im Reich, so ist das aus der Tatsache zu begreifen, daß das Land entscheidende Epochen der deutschen politischen und kulturellen Geschichte — z. B. die Freiheitskriege, die Romantik — nicht miterlebt hat. Möge es ihm vergönnt sein, nunmehr ungestört nach deutscher Art und Sitte leben zu können.

Auf Grund eines 8monatigen Studienaufenthalts in den Jahren 1939/40 erörterte am 25. November 1940 Herr H. A. Eidmann, Hann.-Münden, an dem Beispiel des **Tropischen Regenwaldes in Spanisch-Guinea** die Grundlagen der kolonialwirtschaftlich sehr wichtigen forstlichen und forstzoologischen Erforschung des tropischen Regenwaldes. Die wissenschaftliche Aufgabe der Studien bestand in der Frage nach den Beziehungen der Tiere zu dem afrikanischen Regenwald als Vegetationsform. Wald ist ein Pflanzenverband von Holzgewächsen von mindestens 8 m Höhe; dabei ist nicht nötig, daß die Kronen sich gegenseitig berühren. Die Vegetationszeit muß eine Mindesttemperatur von 10° im Monatsmittel haben und eine Feuchtigkeit von mindestens 50%. Der Temperatur nach könnte also Wald überall in den Tropen vorkommen, wenn nicht der Mangel an Feuchtigkeit Grenzen setzen würde. Jährlich mindestens 900 mm Niederschlag sind nötig; sonst wird der Wald zum offenen Gelände: Steppe oder Wüste.

Drei verschiedene Typen von Wald können in den Tropen unterschieden werden: 1. der tropische Regenwald, die üppigste und artenreichste Vegetationsform der Erde, bei 1500 und (unbegrenzt) mehr mm Niederschlag; 2. der laubabwerfende Trockenwald bei 1200—1500 mm und 3. als Übergangsform zur Steppe die Baumsteppe oder Savanne bei 900—1200 mm Niederschlag. Der Vortr. beschränkte sich auf den Regenwald, der für die Praxis die größte Bedeutung haben wird.

Spanisch-Guinea liegt im südlichen Ausstrahlungsgebiet der großen afrikanischen Regenwaldzone. Infolge der Kriegsverhältnisse stand die Insel *Fernando Poo* — in stärkerem Maße, als ursprünglich vorgesehen war — im Mittelpunkt der Untersuchungen. Die rein

eruptive Insel birgt im Norden ein gewaltiges Bergmassiv, im Süden ein noch wenig bekanntes Gebirge, die sog. Cordillere. Die heute erloschenen Krater sind mit Seen gefüllt. Landschaftlich zeigt die Insel eine zusammenhängende primäre Walddecke, die nur von dem über die Waldgrenze emporragenden Pic de Sta. Isabel (2850 m) unterbrochen wird. Der Rand der Insel mit Ausnahme der Südküste ist durch landwirtschaftliche Kulturen (Kakao, Kaffee) eingenommen.

Die Erhebung des Pic ermöglicht es, alle Höhenstufen vom Niederungswald aufwärts zu verfolgen. Die Bestandshöhe nimmt von 60 m im Meeresniveau bis auf 7 m an der oberen Waldgrenze ab; die Holzarten verringern sich, neue Arten treten nach oben auf. Der Bestandsschluß läßt nach, die Stufenbildung des Waldes führt von einer Vierstufigkeit zur Zweistufigkeit.

Der Niederungswald ist durch außerordentlichen Reichtum an Holzarten gekennzeichnet. Er zeigt mächtige, durch Brettwurzeln verfestigte und mit Lianen überladene Baumriesen; unter dem Kronendach finden sich ungeheure Mengen von Epiphyten, und zwar höhere Pflanzen. Die Folge ist ein erheblicher Lichtmangel ($^1/_{250}$ des Außenlichts) am Boden, wodurch der Waldboden relativ arm an Bodenvegetation ist. Überall, wo der Wald sich lichtet, tritt eine üppige Krautzone als unterste Zone auf.

Im Bergwald, von etwa 300 m aufwärts, sehen wir folgende Stufen: eine Krautzone, eine Strauchzone aus verholzenden Komponenten, eine relativ freie Zone und endlich den eigentlichen Kronenraum mit einem verhältnismäßig eingeebneten Kronenniveau von etwa 28 m Höhe. Der Bewuchs der Bäume ist außerordentlich stark. — An der oberen Waldgrenze lockert sich plötzlich der Bestand, und man kommt in die Grassteppe hinaus; Ausläufer des Waldes ist eine unseren Latschen ähnliche „Riesenheide".

Die Lebensbedingungen des Tropenwaldes für die Tierwelt sind von extremer Art. Wesentlich ist vor allem die Behinderung der freien Fortbewegung, die charakteristische Auswirkungen hat. Der Habitus der Säugetiere ist nach vorn keilförmig, die Hörner sind wenig oder gar nicht entwickelt. Die Vögel sind entweder kleine Insektenfresser, oder aber sie sind groß und haben dann ihren Lebensraum über dem Walde. Da die Nahrungsquellen des Waldes (Baumfrüchte) meist in großer Höhe liegen, gibt es viele kletternde Formen (Eichhörnchen, Affen, unter den Reptilien das Chamäleon und zahlreiche Baumschlangen). Der Lichtmangel begünstigt Dämmerungs- und Nachttiere, die hohe gleichmäßige Luftfeuchtigkeit Feuchtlufttiere wie Würmer, Schnecken, Baumfrösche. Unter den Insekten sind Ameisen und Termiten hervorzuheben. Die Termiten als reine Holzfresser spielen eine wichtige Rolle, da sie umgefallene Stämme und allen groben Abfall vernichten. Die Zahl der blattfressenden Insekten ist Legion; ein Blick in das Kronendach zeigt 20—25% Blattverlust!

Alle diese Tatsachen und insbesondere ihre biologische Verbundenheit bedarf dringend weiterer Erforschung. Der Vortr. gab der Hoffnung Ausdruck, daß der deutsche Kolonialbesitz der Zukunft diese Forschungen auf die feste Basis des Wirklichen stellen wird.

Am 16. Dezember 1940 behandelte Herr W. Tuckermann, Mannheim, **Die Niederlande in ihren kulturellen und wirtschaftlichen Beziehungen zum deutschen Hinterland.** Er faßte dabei den Begriff „Niederlande" im weiten historischen Sinne der alten Niederlande, die außer den heutigen Niederlanden auch Belgien und — trotz einer gewissen Ausnahmestellung — auch Luxemburg einschließen. Der Vortr. betonte mit Nachdruck, daß alle diese Staaten ungeachtet einer immer wieder zu beobachtenden westeuropäischen Neigung doch zu Mitteleuropa gehören. Geographisch ist dies einwandfrei nachzuweisen. Die vom Meere landeinwärts aufeinanderfolgenden Landschaftszonen sind durchweg Fortsetzungen der deutschen Verhältnisse. Das trifft zu für den Marschen- und Grünlandgürtel, ebenso für die Geest mit ihren Hochmooren, aber auch für die Zone der fruchtbaren Löß- und Lehmböden; letztere ist allerdings durch die Kölner Bucht unterbrochen, reicht aber auf beiden Seiten südwärts bis an den Rand des Schiefergebirges mit seinen Kohlevorkommen. Die niederländischen Staaten sind also Fortsetzungen und Endstücke Mitteleuropas, mit einziger Ausnahme kleiner Räume im Süden, wo Luxemburg und Belgien Anteil an der Juralandschaft und damit am Pariser Becken haben.

Auch anthropogeographisch gehören die Niederlande zu Mitteleuropa. Die Friesen haben einstmals den gesamten Raum von Nordfriesland bis Dünkirchen besiedelt; dazu kommen dann Franken, die später eine intensive Expansion nach Frankreich hinein ausgeübt haben, und Sachsen. Der romanische Vorstoß im 8.—9. Jahrhundert hat keine entscheidende Änderung der völkishen Zusammensetzung gebracht. Dennoch kommt es in der Kultur schließlich zu einer gewissen Abwendung von Deutschland; es bildet sich eine neue Schriftsprache, überwiegend Fränkisch mit friesischen Beimischungen und wenig Sächsisch.

Als die deutsche Macht zurückging, bekommen eben diese peripherischen Länder eine neue Schattierung der deutschen Kultur. Sie fangen an — im 12. und 13. Jahrhundert —, eigene kulturelle und politische Wege zu gehen. Ihre geographische Lage, die eine Vermittlungslage ist, ist dafür maßgebend. Es handelt sich vor allem um eine wirtschaftliche Vermittlung, insbesondere unter Mitwirkung der Seeschiffahrt, wobei die Hanse eine große Rolle spielte. Mächtige Stapelplätze entstehen und lösen einander ab: Brügge, Antwerpen und Amsterdam, das im 17. und 18. Jahrhundert der größte Stapelplatz Europas war. Die Niederlande waren infolge des starken Anwachsens ihrer Bevölkerung auf Nahrungsmitteleinfuhr angewiesen; Getreide kam aus dem Rheinland, ja durch Vermittlung der Hanse auch aus den deutschen Ostseegebieten. Dazu kam die Einfuhr von Steinen (Bau- und Mühlsteine) und Erzen. Ausgeführt wurden dagegen Butter, Käse und Vieh.

Diese engste wirtschaftliche Verknüpfung blieb auch nach der Schaffung der neuen Staaten in den Jahren 1815 bzw. 1830 bestehen, zunächst in abgeschwächtem Maße, bis das Aufblühen des Ruhrgebietes wieder enge Beziehungen schuf. 1913 kamen 41% der niederländischen Einfuhr aus dem Deutschen Reich; umgekehrt gingen 25% der Ausfuhr, in erster Linie Lebensmittel, ins Reich. Nach dem Weltkriege verschob sich das Bild zuungunsten Deutschlands, England wurde der wichtigste Faktor. Die gleiche Entwicklung nahmen Belgien und auch Luxemburg, das in eine Wirtschaftsunion mit Belgien gezwungen und dadurch in eine schwere Krise gestürzt wurde.

Heute stehen wir an der Schwelle einer neuen Epoche, von der eine Rückkehr dieses Raumes in seine naturgegebene mitteleuropäische Verbundenheit zu erwarten ist. Kurt Kaehne.

Herausgeber und verantwortlicher Redakteur: Fritz Süffert, Berlin W 9.
Springer-Verlag in Berlin W 9. — Druck der Spamer A.-G. in Berlin.